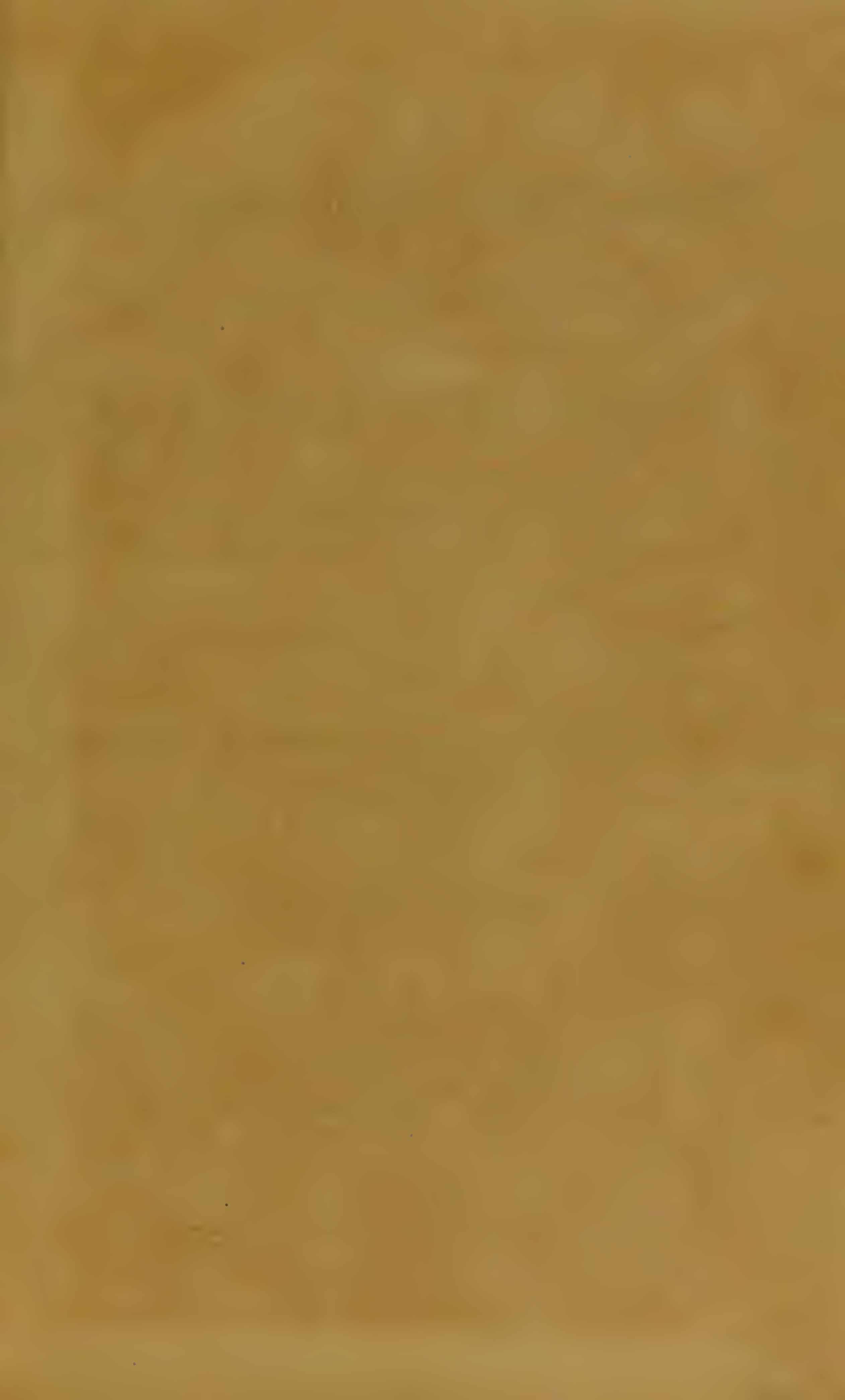






Botanische Mittheilungen aus den Tropen

herausgegeben

von

Dr. A. F. W. Schimper,
a. o. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft 1.

Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen

von

A. F. W. Schimper.

Jena,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1888.

Die Wechselbeziehungen

zwischen

Pflanzen und Ameisen

im

tropischen Amerika.

Von

A. F. W. Schimper.

Jena,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1888.



Botanische Mittheilungen aus den Tropen

herausgegeben

von

Dr. A. F. W. Schimper,
a. o. Professor der Botanik an der Universität Bonn.

Heft 1.

Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Ameisen

von

A. F. W. Schimper.

Jena,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1888.

Die Wechselbeziehungen
zwischen
Pflanzen und Ameisen
im
tropischen Amerika.

Von

A. F. W. Schimper.

Jena,
VERLAG VON GUSTAV FISCHER.
1888.



Uebersicht der benutzten Literatur.

NB. Die Ziffern im Texte beziehen sich auf dieses Verzeichniss.

André, E. Les Fourmis. Paris, Hachette, 1885.

Aublet. Histoire des plantes de la Guyane française, 1775.

Bates, H. W. The naturalist on the river Amazons. 5th edition. London 1884.

Beccari, O. Piante ospitatrici ossia piante formicarie della Malesia e della Papuasia Malesia Bd. II.

Belt, Th. The naturalist in Nicaragua. London 1874.

Bonnier, G. Les nectaires. Ann. d. sc. nat. 6ᵉ série, Vol. 8.

Bravais. Sur les nectaires. Annales des sciences naturelles 1842.

Brongniart, Ad. Mémoire sur les glandes nectarifères de l'ovaire. Ann. d. sciences naturelles. Botanique. 4ᵉ série. T. 2. 1854.

Caspary. De nectariis. Elverfeldae 1848.

Danielli, J. Osservazioni su certi organi della Gunnera scabra etc. Pisa 1885.

Darwin, Ch. Wirkungen der Kreuz- und Selbstbefruchtung etc. Uebersetzt von V. Carus.

Darwin, Fr. On the glandular bodies on Acacia sphaerocephala and Cecropia peltata serving as food for ants with an appendix on the Nectar-glands of the common brake fern, Pteris aquilina. Linnean Society's Journal. Botany. Vol. XV.

Delpino, F. 1. Sugli apparechi della fecondazione. Firenze 1867.

— 2. Ulteriori Osservazioni sulla dicogamia nel regno vegetale. Atti della soc. ital. sc. nat. Bd. 11, 12, 13.

— 3. Rapporti tra insetti e tra nectarii estranuziali in alcune piante. Bullettino entomologico, Anno VI.

Delpino, F. 4. Weitere Bemerkungen über myrmekophile Pflanzen. Monatl. Mittheil. aus dem Gesammtgeb. der Naturw. etc., herausgegeben von E. Huth. 5. Jahrgang. No. 2. 1887.

— 5. Funzione mirmecofila nel regno vegetale. Prodromo d'una monografia delle piante formicarie. Parte prima. Bologna 1886.

Dutailly. Sur les écailles glandulifères des Luffa. Bullet. Soc. Linnéenne de Paris. 1875.

Forbes, E. Wanderungen eines Naturforschers im malayischen Archipel. Jena 1886.

Forel. Les fourmis de la Suisse. Extr. des Nouveaux Mémoire de la Société helvétique des sciences naturelles. Vol. XXVI. 1874.

Goebel. Morphologische und Biologische Studien. Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg. Vol. VII.

Humboldt, A. v. Reise in die Aequinoctialgegenden. Bd. II. p. 148.

Huth, E. Ameisen als Pflanzenschutz. Verzeichniss der bisher bekannten myrmecophilen Pflanzen. Berlin 1886.

— Myrmecophile und myrmecophobe Pflanzen. Berlin 1887.

Jacquin, N. J. Selectarum stirpium americanarum Historia. Vindob. 1763.

Johow, Fr. Ueber die Beziehungen einiger Eigenschaften der Laubblätter zu den Standortsverhältnissen. S.-A. aus Pringsheim's Jahrb. für wiss. Botanik. Bd. XV. Heft 2.

Kerner, A. Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste. 2. A. 1879.

Lorentz, P. G. La Vegetacion del Nordeste de la Provincia d'Entre-Rios. Buenos-Aires 1878.

Lubbock, J. Ants, Bees and Wasps, a record of observation on the habits of the social Hymenoptera. 7. edit. London 1885. (Mir nur die französische Uebersetzung zugänglich: Les fourmis, les abeilles et les guêpes. 2 Bde. Paris 1883.)

Lundström, A. N. Die Anpassungen der Pflanzen an die Thiere. Upsala 1887.

Martius, Ph. v. u. Spix, J. B. v. Reise nach Brasilien. Bd. III. p. 953.

Meisner. Polygonaceae in de Candolle. Prodromus. Bd. XIV.

Miquel. Observations sur le canal médullaire et les diaphragmes du tronc de Cecropia etc. Bulletin des sciences physiques et naturelles de Néerlande. 1837.

Müller, Fritz. Die Imbauba und ihre Beschützer. Kosmos. Bd. 8. p. 109 ff. 1880. (Vergl. auch Jenaische Zeitschr. für Naturw. Bd. X. 1876. p. 281.)

Poulsen, V. A. 1. Om nogle Trikomer og Nectarier. (Videnskabe meddelelser fra der naturh. Forening i Kjöbenhavn. Tredie Aarti. 1875.

— 2. Det extraflorale Nectarium hos Capparis cynophallophorus. 1879.

— 3. Om nogle paa de nodiforme Akser hos wisse Papilionaceer forekommende Nektarier. Vidensk. Meddel. etc. 1876.

— 4. Das extraflorale Nectarium bei Batatas edulis. Bot. Zeit. 1877.

— 5. Om nogle ny og lidet kendte Nektarier. Copenhagen 1881. (Nach Huth.)

Rathay, E. Ueber nectarabsondernde Trichome einiger Melampyrum-Arten. Sitzb. der Wiener Akademie 1880. 1. Ath. p. 55.

Ratzeburg. 1. Die Forstinsekten. 1844. Bd. III. p. 42.

— 2. Die Waldverderber und ihre Feinde. 6. A. 1869.

Reinke, J. Beiträge zur Anatomie der an den Laubblättern, besonders an den Zähnen derselben vorkommenden Secretionsorgane. Pringsheim's Jahrb. Bd X. p. 119 ff.

Rumphius. Amboin'sche Kruidboek. 6e deel. 1750. p. 119. (Nach Huth.)

Schlechtendal. Ueber den Zucker auf den Blättern. Botan. Zeitung 1844.

Schomburgk, R. Reisen in Guiana und am Orinoko. Leipzig 1841. p. 300.

Sprengel, Chr. C. Das neuentdeckte Geheimniss der Natur. Berlin 1793. p. 356.

Trelease, W. 1. Nectar, its nature, occurrence and uses. Ithaca 1879.

— 2. The foliar nectar glands of Populus. Botan. Gazette. 1881.

Treub, M. Sur le Myrmecodia echinata Gaudich. Ann. du Jardin botan. de Buitenzorg. Bd. III. p. 129.

Unger. Ueber Zuckerdrüsen der Blätter. Flora 1844.

Urban. Monographie der Turneraceen. Jahrbücher des botan. Gartens zu Berlin. Bd. I. 1883.

Wallace, A. R. Die Tropenwelt nebst Abhandlungen verwandten Inhalts. Uebersetzt von D. Brauns. Braunschweig 1879.

———

Einleitung.

Zu den Hauptaufgaben der Pflanzengeographie gehört die Feststellung der Factoren, welche die Zusammensetzung und das Gepräge der Vegetation der einzelnen Gebiete bedingten, indem sie die Einwanderung und Einsiedelung bestimmter Arten begünstigten oder hemmten, oder die Ausbildung der Pflanzengestalten beeinflussten. Das Klima ist, seit Humboldt, als der wichtigste dieser Factoren erkannt worden und wird in pflanzengeographischen Werken beinahe allein in Betracht gezogen. Ausser von dem Klima ist jedoch der Charakter der Vegetation der einzelnen Gebiete noch durch andere Factoren mitbedingt worden, namentlich durch die Fauna, die zwar ebenfalls in hohem Grade von den klimatischen Bedingungen abhängig ist, deren Einfluss auf die Flora jedoch natürlich von demjenigen des Klima scharf gesondert werden muss.

Die Fauna spielt bei den Wanderungen der Pflanzen eine grosse Rolle. Thiere haben viele Arten zerstört und die Ansiedelung neuer begünstigt, und wenn es auch keinem Zweifel unterliegen kann, dass das Klima der wichtigste unter den äusseren Factoren ist, die die Ausbildung der Pflanzengestalten beeinflusst haben, so tragen doch die Floren ausserdem vielfach den Stempel der Thierwelt. Der Einfluss der Fauna zeigt sich zwar meistens viel weniger als derjenige des Klima an dem Gesammthabitus der Pflanze. Die Pflanzengeographie darf sich aber nicht mit dem letzteren und dem durch denselben bedingten landschaftlichen Cha-

rakter der Vegetation begnügen, sondern muss alle Merkmale der Flora in ihr Bereich ziehen, die nachweisbar auf den Einfluss äusserer Factoren zurückzuführen sind.

In erster Linie zeigt sich der Einfluss der Fauna in der Ausbildung der Blüthen, die mit Insekten und Vögeln in so mannigfacher Wechselbeziehung stehen. Hier und da ist dadurch, kaum weniger als durch das Klima, der Charakter ganzer Landschaften mitbedingt, so, wie es Wallace (S. 282 ff.) hervorhebt, auf vielen Inseln, wo die Insekten sehr spärlich sind, wie auf den Galapagos, wo dementsprechend die Blüthen sämmtlich geringe Grösse und grünliche Farbe besitzen, auf Tahiti, wo die Armuth an für die Bestäubung geeigneten Thieren die massenhafte Entwicklung der Farne begünstigt.

Meistens ist jedoch ein solcher gleichmässiger Einfluss der Fauna auf die Vegetation, den man demjenigen des Klima auf das Gepräge der Flora der Sahara oder der Polarländer vergleichen möchte, nicht vorhanden. Die Wechselbeziehungen zwischen Pflanzen und Thieren haben vielmehr Merkmale hervorgerufen, welche, obwohl sie oft vielen, sehr heterogenen Arten zukommen, nichtsdestoweniger zu den allgemeinen Eigenthümlichkeiten der Vegetation gehören. So sind die Kolibriblüthen, die zu den wichtigen Merkmalen der Flora Amerikas, speciell des tropischen, zu rechnen sind, keineswegs sehr häufig [1]).

Ausser der Ausbildung der Blüthen, jedoch in etwas geringerem Grade, steht auch diejenige der Früchte mit der Fauna in Zusammenhang. Die saftigen, auf Verbreitung durch Thiere angewiesenen Früchte und ihre Samen sind in temperirten Ländern beinahe stets

---

1) Besonders wichtig sind die an Kolibris angepassten Blüthen für das Verständniss der Vegetationsverhältnisse der Insel Juan Fernandez, da letztere ihren im Gegensatz zu den meisten anderen oceanischen Inseln ziemlich grossen Reichthum an schön blühenden Arten allein dem Vorhandensein dieser Vögel zu verdanken hat (Wallace S. 287).

klein, in den Tropen dagegen vielfach von sehr bedeutenden Dimensionen. Was sollten unsere Vögel und Eichhörnchen z. B. mit den Mangos und Advokatbirnen (Persea gratissima) anfangen und auf welche Weise ihre grossen, schweren Samen verbreiten? Die Verwerthung bezw. Verbreitung solcher grossen Früchte und Samen setzt von denjenigen unserer Thiere ganz abweichende Eigenschaften oder Gewohnheiten voraus, wie sie in den Tropen vielen Bewohnern der Bäume, namentlich den Affen, zukommen. Hier auch sind für die Pflanzengeographie wichtige Aufschlüsse zu erwarten.

Der Einfluss der Thiere zeigt sich nicht bloss in den Organen der Fortpflanzung; allerhand Schutzmittel gegen Thierfrass zeigen vielmehr, dass auch die Vegetationsorgane durch dieselben modificirt worden sind, und es ist höchst wahrscheinlich, dass sie je nach der Fauna Unterschiede zeigen werden. Es ist indessen nicht die Aufgabe dieses Aufsatzes, zu zeigen, wie die Thier- und Pflanzengeographie überhaupt ineinander greifen, wie ein volles Verständniss der letzteren ohne die erstere undenkbar ist. Die Lösung der ungeheuren Zahl sich daran knüpfender Fragen wird dem Einzelnen kaum möglich sein. Nur dadurch wird man, glaube ich, zu sicheren Ergebnissen gelangen, dass man den Einfluss einer jeden in Betracht kommenden Thiergruppe an Ort und Stelle genau studirt. Vorliegende Arbeit soll einen ersten Beitrag in dieser Richtung liefern, nämlich den Einfluss schildern, den die im tropischen Amerika so überaus zahlreichen und in ihrer Lebensweise so eng und in so mannigfacher Weise an Pflanzen gebundenen Ameisen auf die Ausbildung der dortigen Vegetation ausgeübt haben. Ich habe mich, trotz dem relativ geringen Umfange der Aufgabe, damit begnügen müssen, nur einige der diesbezüglichen Fragen eingehender zu besprechen, die ich während eines kurzen Aufenthalts in Brasilien (1886) genauer ins Auge fasste und für deren Behandlung auch die vorliegende Litteratur und meine Beobachtungen in Westindien (1883) Anhaltspunkte lieferten; in Bezug auf andere Fragen habe ich mich

mit einem blossen Hinweis, der vielleicht zu neuen Untersuchungen anregen könnte, begnügen müssen.

* * *

In ausgedehnter Weise habe ich mich bei meinen Arbeiten der Unterstützung von Gelehrten des In- und Auslandes zu erfreuen gehabt. Vor allen möchte ich hier den Herren Notar André in Gray, Dr. O. Beccari in Florenz, Dr. J. Dewitz in Bonn, Prof. Dr. Ernst in Caracas, Dr. Glaziou, Direktor der Kaiserlichen Gärten in Rio de Janeiro, Dr. E. Huth in Frankfurt a. O., Dr. Lad. Netto, Director des Nationalmuseums in Rio de Janeiro, Prof. Dr. Radlkofer in München, Dr. W. Schwacke in Rio de Janeiro und Custos Dr. C. Schumann in Berlin, ganz besonders aber Herrn Dr. Fritz Müller in Blumenau und meinem Reisegefährten Dr. H. Schenck meinen herzlichsten Dank aussprechen.

I.

Die Ameisen als Feinde und als Beschützer der tropisch-amerikanischen Vegetation.

Jeder Reisende im tropischen Amerika wird bald nach seiner Ankunft, im Wald oder in einem Garten, durch den Anblick eines wandernden Stroms von Blattstücken, die sowohl vom Laube als auch von Blüthen herrühren können, überrascht. Die Fragmente, welche höchstens die Grösse von Zehnpfennigstücken besitzen und von drei oder vier, theils convexen, theils concaven Seiten begrenzt sind, stehen einzeln auf den Köpfen von Ameisen, die sich in schlangenartiger Colonne bewegen. Inmitten und an den Seiten der blättertragenden Schaar sehen wir andere Ameisen derselben Art unbelastet in entgegengesetzter Richtung gehen. Die mit Blattstücken versehenen Ameisen begeben sich nach dem Neste, die anderen nach der Stätte der Plünderung.

Folgen wir den unbelasteten Ameisen, so gelangen wir schliesslich zu einem Strauch oder Baum, seltener einem krautartigen Gewächs, dessen Laub über und über von den kleinen braunen Geschöpfen bedeckt erscheint. Dieselben sind eifrig damit beschäftigt, mit ihren scheerenartigen Kinnbacken Stücke aus dem Rande der Blätter herauszuschneiden; ist die Operation, welche etwa eine bis zwei Minuten dauert, fertig, so stellen sie das Stück mit einem Ruck senkrecht auf den Kopf und schliessen sich der heimkehrenden Schaar an. Stärkere Rippen, alte, hart gewordene und ganz junge, noch nicht entfaltete Blätter bleiben allein verschont, sodass ein von den Blattschneidern heimgesuchtes Gewächs bald nur

noch ein elendes Gerippe darstellt. Hinzugefügt sei noch, dass die Blattschneider sich nicht stets in grossen Truppen bewegen, sondern dass man sie häufig in geringer Anzahl antrifft; ganz vereinzelte Individuen habe ich dagegen nie gesehen.

Folgen wir der heimkehrenden Schaar, so werden wir schliesslich das von der Stätte der Plünderung oft weit entfernte Nest erreichen, welches, je nach der Art, gewisse Unterschiede zeigt. Dasjenige der in Brasilien besonders gefürchteten Saívba (Atta s. Oecodoma cephalotes) besteht aus einem Labyrinth unterirdischer Gallerien, die von einer flachen, aber oft über 100 Fuss im Umfang messenden Erdkuppe überwölbt sind. Die Kuppe ist mit Oeffnungen versehen, in welche die Ameisen mit ihren Lasten verschwinden. Nur wenige Naturforscher haben sie weiter verfolgt.

Die Blattschneiderameise, die ich auf den westindischen Inseln Dominica und Trinidad beobachtete, sah ich hin und wieder in Oeffnungen des Bodens verschwinden.

Ganz anders verhält sich die einzige Art, welche ich in der Umgebung von Blumenau beobachtete, Atta hystrix. Dieselbe bildet aus den Blattstücken grosse Haufen, die an Gestalt und Grösse denjenigen unserer Waldameisen ähnlich aussehen, im Innern aber allmählich in schwarzen Humus übergehen. Ich sah die Ameisen in diesen Haufen wimmeln, ohne den Zweck ihres emsigen Treibens zu erkennen.

Man ist bis jetzt über die Verwendung der ungeheuren Menge von Laub- und Blüthenstücken, welche die Ameisen heimbringen, leider noch sehr ungenau unterrichtet. Bates gibt für Atta cephalotes an, dass die Blattstücke zur Ueberwölbung der inneren Gallerien dienen. Belt glaubt, dass sich die Ameisen von den in den verwesenden Blättern sich entwickelnden Pilzen ernähren, womit allerdings in Einklang steht, dass die von mir bei Blumenau gesehenen Haufen von Pilzen durchwuchert waren; die etwas abenteuerliche Vermuthung entbehrt jedoch ernster Begründung. Der Rev. Mac Cook, einer der besten Ameisenkenner, hat sich für

die in Texas und Mexiko lebende Atta fervens überzeugt, dass aus den Blättern ein papierartiger Stoff hergestellt wird, der zu inneren Constructionen Verwendung findet. Die Beobachtung Mac Cook's ist gewiss für die Atta fervens, sowie für die ebenfalls von ihm studirte, in sehr kleinen Gesellschaften lebende nordamerikanische Atta septentrionalis richtig; für Atta hystrix scheint sie mir jedoch nicht gelten zu können. Es ist sehr zu wünschen, dass wir über diese Art, sowie über Atta cephalotes, näher unterrichtet werden.

Wie dem auch sei, die Blattschneider stellen ohne Zweifel die gefährlichsten Feinde der Vegetation im tropischen und subtropischen Amerika dar; nähere Beobachtung zeigt jedoch bald, dass durchaus nicht alle Pflanzenarten im gleichen Grade ihren Angriffen ausgesetzt sind. Am meisten zu leiden haben im Allgemeinen cultivirte, aus der alten Welt stammende Gewächse, namentlich, nach meinen Erfahrungen, die mit denjenigen früherer Forscher im Einklang stehen, Orangen, Granatbäume, Rosen; andere Beobachter geben ausserdem Mango, Kohl und Kaffee an. Diese Bevorzugung erstreckt sich aber jedenfalls, in höherem oder geringerem Grade, auf die Mehrzahl der eingeführten Pflanzenarten, sodass die Landwirthschaft, da wo die Blattschneider häufig sind, gefährdet, stellenweise sogar ganz unmöglich ist. Die Blattschneider sind in Brasilien, namentlich in den Campos des Inneren, häufig und Gesetze sind zu ihrer Vertilgung angeordnet worden, bis jetzt ohne grossen Erfolg.

Von einheimischen Pflanzenarten fand ich in Süd-Brasilien u. A. die Guave, ein Caladium, Cassia neglecta, Alchornea Iricurana besonders bevorzugt. Ganz verschont bleiben, soweit meine Beobachtungen reichen, Solanaceen und Gräser. Uebrigens konnte ich aus Mangel an Zeit keine sehr ausgedehnten Untersuchungen über die Bevorzugung oder Verschmähung dieser oder jener Pflanzenart durch die Blattschneider anstellen. Jedenfalls gewähren ätherische Oele und Gerbstoff nicht nothwendig immer

Schutz gegen ihre Angriffe, sondern ziehen sie manchmal im Gegentheil an (Orange, Guave, Granatbaum, Mango, — Rose).

Die Ursache der Bevorzugung der eingeführten Gewächse durch die Blattschneider ist bereits von Belt richtig erklärt worden. Es ist klar, dass diejenigen Gewächse, welche von diesen Geschöpfen hauptsächlich heimgesucht wurden, sich nicht erhalten konnten, während solche Arten und Varietäten bestehen blieben, welche sich, aus irgend einem Grunde, vollkommener oder relativer Immunität erfreuten; so ist der Kampf mit den Blattschneidern im tropischen Amerika jedenfalls ein wichtiger Factor bei der natürlichen Zuchtwahl gewesen. In der alten Welt fehlen die blattschneidenden Ameisen gänzlich, sodass die Vegetation keine specifischen Schutzmittel gegen dieselben erwerben konnte. Manche eingeführten Pflanzen werden zwar von denselben verschmäht, indem sie zufällig Eigenschaften besitzen, welche sie unbrauchbar machen, zum grossen Theile jedoch sind sie wehrlos gegen die Angriffe des Feindes.

Dass der Kampf gegen die Blattschneider die Entwicklung der Vegetation des tropischen Amerika wesentlich beeinflusst hat, kann keinem Zweifel unterliegen, obwohl wir diesen Einfluss nur in wenigen Fällen nachzuweisen im Stande sind. Ob es je gelingen wird festzustellen, welche Varietäten oder Arten durch die Blattschneider vernichtet wurden, ist mehr denn zweifelhaft; dagegen ist es nicht unwahrscheinlich, dass eine vergleichende Untersuchung der Blätter von Blattschneidern gesuchter und verschmähter Pflanzen uns einen Einblick in die Natur des Einflusses, den sie auf die Vegetation geübt haben, gewähren würde, da die physikalische und chemische Beschaffenheit der Blätter, im Kampfe mit den Blattschneidern, gewiss in erster Linie für das Bestehen von Arten oder Varietäten maassgebend gewesen ist. So dürften Pflanzen mit ätherischen Oelen in besonders hohem Grade beeinflusst worden sein, weil letztere die wesentliche Ursache der Bevorzugung oder Verschmähung gewisser Arten und Varietäten sind. So berichtet Wallace (p. 292) nach R. Spruce, „dass Bäume,

deren Blätter mit aromatischen oder harzigen, im Gewebe eingebetteten Drüsen versehen sind, in den Ebenen des tropischen Amerika in Menge vorkommen, und dass diese Bäume fast, wenn nicht gänzlich, von den blattfressenden Ameisen verschont werden". Dagegen sind die bekanntlich sehr aromatischen Blätter der gewöhnlichen und der bitteren Orangen von ihnen sehr bevorzugt, während, nach Belt, diejenigen von C. Limonium und, wie mir in Blumenau behauptet wurde, diejenigen der Mandarine verschmäht werden, was wohl nur in einem Unterschiede der allerdings sehr ungleich riechenden aromatischen Bestandtheile begründet sein kann. Die Blätter der im tropischen Amerika weit verbreiteten, an ätherischem Oel reichen Guave werden zwar von den Blattschneidern sehr gesucht; sie erlangen aber früh harte Beschaffenheit und werden dann verschmäht, was vielleicht das Fortbestehen des Baumes bedingt. Das sind indessen nur Winke, welche zu Untersuchungen anregen könnten.

Noch andere Eigenschaften jedoch als die physikalische und chemische Beschaffenheit der Blätter haben die Vegetation gegen Zerstörung durch die Blattschneider geschützt und ich werde im folgenden Kapitel einige Eigenthümlickheiten beschreiben, welche gewiss im Kampfe gegen dieselben erworben worden sind.

Die Familie der Ameisen enthält im tropischen Amerika nicht blos die gefährlichsten Feinde der Pflanzenwelt, sondern auch diejenigen der kleinen Thierwelt, und besitzt daher, da diese zum grossen Theile auf Kosten jener leben, in vielen ihrer Arten eine wichtige Bedeutung für die Erhaltung der Vegetation. Von der Rolle, welche die tropischen Ameisen als Vertilger von Insekten und anderen kleinen Thieren spielen, kann man sich in Europa kaum eine Vorstellung machen, obwohl bewährte Autoritäten auch einheimischen Vertretern der Familie in dieser Hinsicht eine gewisse Bedeutung zuschreiben. So werden sie von Ratzeburg (2) zu den wichtigsten Beschützern der Waldbäume gerechnet und Forel bringt zahlreiche Belege für die Richtigkeit dieser Ansicht. Der

letztere bezeichnet in seinem ausgezeichneten Werke über die Ameisen der Schweiz namentlich Arten der Gattung Formica als Insektenfresser. So fand er z. B., dass die Zahl der todten Insekten, die allein auf einem der sieben Wege, die nach einem grossen Neste von Formica pratensis führten, vier in der Minute betrug (p. 367), und erzählt in nachstehender Weise die Folgen der Entleerung eines Sackes voll von Ameisen der eben genannten häufigen Art auf eine Wiese (p. 240): „Rien n'est amusant comme de verser un sac de F. pratensis dans une prairie fauchée et d'observer la manière dont ces fourmis prennent possession du territoire qui les entoure. Tous les grillons doivent fuir en abandonnant leurs trous; les sauterelles, les Cercopis, les Haltica se sauvent de tout côté en sautant; les araignées, les staphylins, les carabes doivent souvent abandonner leurs proie pour éviter de succomber eux-mêmes“ . . . „J'ai vu des F. pratensis qui avaient prolongé un de leurs chemins, vu l'agrandissement de leur fourmilière, rencontrer ainsi un nid de guêpes (Vespa germanica) bâti dans la terre, en bloquer l'ouverture, et finir par en chasser les nombreux habitants, non sans avoir perdu beaucoup de combattants. Lorsque les hannetons (Mel. vulgaris) se préparent à sortir de terre au printemps, on voit souvent des F. pratensis les surprendre et les tuer alors qu'ils commencent à percer la croûte supérieure du terrain, . . . Les chenilles, les lombrics, les Cercopis deviennent ainsi la proie des genres Formica et Myrmica, des Lasius fuliginosus et niger, des Tetramorium, des Tapinoma etc.“ . . . Nach demselben Verfasser würden von Ameisen bewohnte Bäume vor schädlichen Insecten, namentlich Borkenkäfern, geschützt sein (p. 286).

Eine, wie gesagt, auf jeden Fall weit höhere Bedeutung kommt den Ameisen als Vertilger von Insekten und anderen kleinen Thieren in den Tropen, namentlich in der Aequatorialzone, zu. Jeder Reisende wird von den tropischen Ameisen den gleichen Eindruck, wie Wallace, zurückgebracht haben:“ Obwohl die Ameisen durchschnittlich die kleinsten und unscheinbarsten aller Insekten der

Tropen sein dürften, so sind sie doch so überwiegend häufig, so allgemein verbreitet und treten gleichzeitig so intensiv zerstörend auf, dass wir beständig gegen sie auf der Hut sein müssen“ (P. 84). Manche Ameisen der Tropen sind allerdings unfähig zu beissen oder empfindlich zu stechen, und ihre Beziehungen zur übrigen Thierwelt sind daher wohl auch ziemlich harmloser Art. Sehr viele besitzen aber in hohem Grade die Fähigkeit lebhaften Schmerz zu verursachen, und bilden durch ihre Menge, Gefrässigkeit und Unerschrockenheit eine Plage für den Menschen. Solche giftige und muthige Arten sind es auch, welche wir in erster Linie, wenn es sich um die Bedeutung tropischer Ameisen als Pflanzenbeschützer handelt, in Betracht ziehen müssen.

Das uns hier in erster Linie beschäftigende tropische Amerika ist nicht weniger als der östliche Theil der heissen Zone überreich an Ameisen, die in fortwährender Fehde mit dem Reste der lebenden Schöpfung stehen und die gefährlichsten Feinde kleiner oder weicher Insekten bilden. Als eine Vorstellung von dem, was sie in dieser Hinsicht zu leisten im Stande sind, mögen hier in Kürze die Beobachtungen Bates' über die Raubzüge der Wanderameisen (Eciton-Arten) erwähnt werden. Man ist, erzählt der berühmte Reisende, sicher, auf jeder Waldexcursion am Amazonenstrom eine oder mehrere Colonnen von Eciton hamata oder E. drepanophora zu treffen. Als ihre Vorboten erscheinen Schwärme kleiner, unruhiger Vögel, bei deren Anblick der Indianer die Flucht nimmt; der noch unkundige Europäer, der ungeachtet dieser Warnung seinen Weg fortsetzt, wird einen Augenblick nachher von zahllosen Ameisen überfallen, die sich an seine Haut festbeissen, um besser stechen zu können. Ihre Ankunft ruft Schrecken und Bestürzung in der ganzen Thierwelt hervor; jedes Wesen versucht der Verderben bringenden Schaar auszuweichen, aber Ameisen anderer Arten, Spinnen, Raupen, überhaupt weiche oder nicht schnell genug entschlüpfende Thiere fallen derselben beinahe unfehlbar zum Opfer; was übrig bleibt, wird von den erwähnten Vögelchen aufgeschnappt.

Ja, die Wanderameisen greifen sogar Wespennester an, indem sie die papierartige Hülle zerreissen und, ungeachtet der wüthenden Vertheidigung der Besitzer, die feisten Larven herausholen.

Allerdings sind nicht alle Ameisen des tropischen Amerika für die übrige organische Welt gleich verhängnissvoll, wie die Eciton-Arten; der grossen Mehrzahl nach jedoch sind sie kriegslustig und ihren Neigungen entsprechend mit Giftstacheln und scharfen Gebissen versehen, so z. B. viele kleine Cremastogaster-Arten, die trotz ihrer winzigen Dimensionen stets zum Angriff bereit sind.

Directe Beobachtungen über die Vertheidigung von Pflanzen durch Ameisen gegen die Angriffe anderer Thiere werden in den folgenden Kapiteln mitgetheilt werden. Hier sei nur erwähnt, dass die wichtigste Rolle der meisten Ameisenarten im tropischen und subtropischen Amerika darin besteht, ihre blattschneidenden Verwandten fernzuhalten; ihre Bedeutung in dieser Hinsicht ist so gross, dass gewisse Arten ohne solchen Schutz unfehlbar zu Grunde gehen würden.

Dass die Vegetation auch gegen andere Thiere, als die Blattschneider, durch Ameisen geschützt wird, geht ausser aus den schon erwähnten Angaben Forel's und Ratzeburg's, sowie anderen Beobachtungen, die später mitgetheilt werden sollen, aus der eigenthümlichen praktischen Anwendung, die sie in der chinesischen Provinz Canton finden (André p. 332) hervor. Die Orangenbäume, welche daselbst stellenweise den Gegenstand ausgedehnter Cultur bilden, werden mit den Nestern baumbewohnender Ameisenarten versehen, welche dieselben von Ungeziefer rein halten; um den Schutzthieren ein möglichst grosses Areal bequem zugänglich zu machen, werden sogar die Baume durch Bambus miteinander verbunden.

So zweifellos die Bedeutung vieler Ameisenarten als Pflanzenbeschützer ist, so hat sie jedoch ihre Grenzen. So werden gewisse Arten der Gattungen Cecropia und Cassia wohl in wirksamer Weise gegen die Verheerungen der Blattschneider, erstere aber nicht gegen Raupen und Faulthiere, letztere nicht gegen Käfer geschützt. In

ähnlicher Weise sehen wir auch andere Schutzmittel von Pflanzen nur gegen gewisse Thiere wirksam; so haben Brennnesseln, Urera-Arten, mit Brennhaaren versehene Euphorbiaceen doch ihre Raupen.

Nur direkte Beobachtungen in der Heimath der Pflanzen kann uns in den einzelnen Fällen darüber Auskunft geben, ob überhaupt und welche Thiere durch Ameisen ferngehalten werden. Die in neuerer Zeit manchmal aufgetauchten Behauptungen über Ameisenschutz auf Grund von Gewächshaus- oder Herbarmaterial haben daher nur einen sehr beschränkten Werth; wer über solche Sammlungen verfügt und an der Förderung des Gegenstandes Interesse hat, müsste sich damit begnügen, die reisenden Botaniker auf diesen oder jenen Fall von möglichem Ameisenschutz behufs Untersuchung an Ort und Stelle aufmerksam zu machen.

Ebenso wie die pflanzenschädlichen, haben auch die nützlichen Ameisen der Vegetation des tropischen Amerika ihren Stempel aufgedrückt; sie sind ebenfalls zu den pflanzengeographischen Factoren zu rechnen. Während wir aber in Bezug auf den Einfluss der Blattschneider beinahe ganz auf Vermuthungen angewiesen sind, können wir denjenigen der Schutzameisen direct nachweisen. Er hat eine der merkwürdigsten Anpassungen im Pflanzenreiche, die Myrmecophilie, hervorgebracht, die den Gegenstand der folgenden Kapitel bildet.

II.

Ueber Symbiose zwischen Pflanzen und Ameisen.

1. Dass gewisse Gewächse der Tropen, sowohl in der neuen, wie in der alten Welt, constant von Ameisen bewohnt sind, ist schon den ältesten reisenden Botanikern aufgefallen und gab zu manchen originellen Beschreibungen Anlass. Ray (II. 1373) erwähnt schon 1688 das konstante Vorkommen von Ameisen in den hohlen Stämmen von Cecropia palmata, Jacquin (p. 266) erzählt von den wüthenden Angriffen der Ameisen, welche die hornartigen Stacheln einer Acacia bewohnen und bei blossem Berühren des Baumes regenartig herunterfallen. Rumphius (6ᵉ d. p. 119) entdeckte Hydnophytum und Myrmecodia und schildert in anschaulichster Weise die von Gallerien durchzogenen Knollen, welche zahllose blutdürstige Ameisen beherbergen. Er bildete sich über die Entstehung dieser Gewächse die wunderbarsten Vorstellungen; sie sollen nicht aus Samen, sondern aus Ameisennestern entstehen und werden von ihm dementsprechend, je nach der Farbe der Ameisen, als nidus germinans formicarum nigrarum (Hydnophytum) und nidus germinans formicarum rubrarum (Myrmecodia) bezeichnet.

Auch später finden wir hin und wieder diesbezügliche Beobachtungen, so bei Humboldt, der die geringe Belaubung der Cecropia-Arten dem schädlichen Einfluss der sie bewohnenden Ameisen zuschreibt, bei Aublet über das Vorkommen von Ameisen in den Blasen der Blätter von Tococa etc.

Der erste, der den Gedanken aussprach, dass die Ameisen der Pflanze nützlich seien und dass diese sich der Pflanze angepasst haben, war Belt in seinem hochinteressanten Buch über Nicaragua. Die Beobachtungen des englischen Reisenden erstrecken sich auf die schon vorher erwähnten Arten von Cecropia, Acacia sphaerocephala und Tococa. Belt beschreibt, wie die Ameisen die hohlen Stacheln der Acacia durchbohren, um sie als Wohnungen zu benutzen, und wie sie in den Blattnektarien Zucker, in den eigenthümlichen Drüsen an der Spitze der Blätter festere Nährstoffe (more solid food) finden. Er schliesst seine Schilderung mit dem bedeutungsvollen Satze ab: „I think these facts show, that the ants are really kept by the Acacia as a standing army to protect its leaves from the attacks of herbivorous mammals and insects.“ (p. 255.)

Die neueste Zeit brachte zu wiederholten Malen theils Abhandlungen, theils vereinzelte Beobachtungen über die von Ameisen bewohnten Pflanzen, die sich jedoch nur zum kleinen Theile auf amerikanische Arten beziehen. Bei weitem der wichtigste Beitrag zur Kenntniss der letzteren ist Fritz Müller's Arbeit über Cecropia, welche nachher nähere Berücksichtigung finden soll. Die Ameisenpflanzen des malayischen Archipel, die in dieser Arbeit nur zum Theil, soweit sie mit den amerikanischen Aehnlichkeit haben, kurze Berücksichtigung finden sollen, haben neuerdings wieder einige Beobachter beschäftigt, namentlich die schon vorhin erwähnten „lebenden Ameisennester“ von Hydnophytum und Myrmecodia. Treub verfolgte ihre Entwickelungsgeschichte und zeigte, dass die inneren Hohlräume und die Oeffnungen, mit welchen jene nach aussen münden, nicht das Werk der Ameisen, sondern ganz normale Bildungen sind, und dass die Pflanze sehr wohl ohne Ameisen gedeiht. Forbes schildert in anschaulicher Weise seine erste Bekanntschaft mit den ameisenführenden Rubiaceen. Beccari hat dem ganzen uns beschäftigenden Gegenstande eine eingehende monographische Schilderung gewidmet. Der berühmte Reisende hat während seines Aufenthalts im malayischen Archipel bei zahlreichen

Pflanzen constante Anwesenheit von Ameisen beobachtet und diesen Vorkommnissen eine eingehende Schilderung gewidmet.

Endlich sei auf die Arbeiten von Huth aufmerksam gemacht, in welchen die Literatur sehr sorgfältig zusammengestellt ist, wodurch manche vergessene oder unbeachtete Beobachtung ans Licht gebracht wurde.

Die genannten Arbeiten haben uns mit einer Reihe sehr interessanter Beobachtungen bekannt gemacht; sie haben aber die für den Botaniker wichtigste Frage, nämlich ob die von Ameisen bewohnten Pflanzen Anpassungen an solche Symbiose zeigen, nicht definitiv gelöst. Sind die Structureigenthümlichkeiten, welche von den Ameisen benutzt werden, nicht zu ganz anderen Zwecken erworben worden? Ich muss gestehen, dass die bisherigen Arbeiten, so werthvoll dieselben zum Theil auch sind, diese Hauptfrage nicht beantwortet, auch nicht genug in den Vordergrund gestellt haben. Diese Zweifel werden, glaube ich, von der Mehrzahl der Fachgenossen getheilt und ich glaube, dass das geringe Interesse, das die Ameisenpflanzen bis jetzt in Deutschland erregt haben, auf diesen Umstand zurückgeführt werden muss. Zudem haben Treub und in neuester Zeit Goebel (p. 19) die Myrmecophilie für eine der vornehmsten hierher gehörigen Pflanzengattungen, Myrmecodia, sehr in Zweifel gezogen; der erstere möchte die Höhlungen und Eingänge mit der Durchlüftung der Knollen in Zusammenhang zu bringen.

Manchen Biologen werden solche Zweifel allerdings sehr unberechtigt erscheinen. Man hat sich in neuerer Zeit mehr und mehr gewöhnt, alle Structureigenthümlichkeiten, die sich gelegentlich zu irgend einem Zwecke als nützlich erwiesen haben, als für denselben entstanden zu deuten; ja, man glaubt auch vielfach aus der Structur eines Organs auf seinen Nutzen schliessen zu können, ohne sich zu überzeugen, dass das Vermuthete wirklich zutrifft[1]).

1) Namentlich ist es Mode geworden, wenn irgend ein neues

Wer solche Anschauungen theilt, wird die Mehrzahl meiner Beobachtungen und meiner Versuche als ganz überflüssig betrachten. Ich betrachte diesen Standpunkt als ganz unwissenschaftlich und befinde mich darin in Einklang mit zahlreichen Fachgenossen.

Meine Beobachtungen sind leider, wegen der kurzen Dauer meines Aufenthalts in Brasilien, ziemlich fragmentarisch geblieben. Ich habe mich aber während desselben von der Existenz von Anpassungen an Ameisen völlig überzeugen können und hoffe, dass es mir im Folgenden gelingen wird, die noch bestehenden Zweifel zu beseitigen.

2. Unter den zahlreichen Insectenarten, die Pflanzen zu Wohnstätten benutzen, nehmen die Ameisen, namentlich in tropischen Ländern, eine hervorragende Stelle ein. Vielfach begnügen sich dieselben, ihre Nester an oder zwischen Pflanzenorganen zu bauen, z. B. in den massigen Luftwurzelgeflechten vieler Epiphyten, in den löffelartigen Blattbasen grosser Bromeliaceen, die neben Wasser stets grosse Mengen todter Pflanzentheile enthalten; gewisse Arten bieten den Ameisen so bequeme Wohnstätten, dass man sie beinahe stets von solchen bewohnt findet, z. B. die äusseren, wasserfreien Höhlungen von Tillandsia bulbosa, die, geräumig und nur mit einer winzigen Oeffnung versehen, wie zu diesem Zwecke geschaffen erscheinen. Aehnliche Vortheile bilden alte Galläpfel, deren Schlupfloch als Thüre des Gehäuses Verwendung findet.

Princip zum Vorschein kommt, auf dasselbe, ohne jede nähere Untersuchung, die Entstehung aller möglichen Eigenthümlichkeiten, die es irgendwie zu deuten gestattet, zurückzuführen. So sind nach Kerner (Schutzmittel der Blüthen), die Fangvorrichtungen insektenfressender Pflanzen, die Wasseransammlungen in den Bromeliaceenrosetten, die Milchröhren (indem der Milchsaft die Füsse kleiner Thiere verklebt), die extranuptialen Nektarien u. s. w. als Schutzmittel der Blüthen gegen unberufene Gäste aufzufassen, ja die Wasserpflanzen scheinen beinahe, nur um den ungewünschten Besuchern zu entfliehen, das flüssige Element aufgesucht zu haben.

Derartige natürliche Wohnstätten werden indessen nur von Ameisen bewohnt, die es in der Kunst des Nestbaues nicht sehr weit gebracht. Andere Arten bilden aus verschiedenen Stoffen grössere oder kleinere Nester, die sie an Pflanzenorganen befestigen. So hängen gewisse Cremastogasterarten ihre kugeligen schwarzen Nester, die mit Negerköpfen verglichen werden, zwischen Baumäste; andere, in Nordbrasilien, befestigen ihre Nester auf den Mangrovebäumen, oft in grosser Anzahl, die unteren dicht oberhalb des Niveau des Meers zur Fluthzeit; noch andere, in kleineren Gesellschaften lebende Ameisen siedeln sich an der Unterseite der Blätter an, so gewisse Polyrhachis-Arten, deren rundliche, mit einer centralen Oeffnung versehene Cartonnester einem Seeigel gleichen, und Dolichodeirus bispinosus (Guiana), der als Baumaterial die Seidenhaare der Wollbaumsamen verwendet. Viele Arten endlich, die unterirdische Lebensweise führen, nisten zwischen Pflanzenwurzeln, auf welchen sie sich mit der Zucht phylloxeraartiger Aphiden abgeben.

Häufiger noch leben die Ameisen im Innern von Pflanzentheilen. Gewisse Arten (Leptothorax etc.) begnügen sich damit, in der dicken Borke alter Stämme labyrinthartige Gänge zu bohren, andere dagegen bewohnen tiefere Regionen. So sculptiren bei uns Arten der Gattung Camponotus ihre langen, vielfach gewundenen Gallerien im Frühlingsholz weicher Stämme, namentlich Coniferen, während das mächtige, aus einer schwarzen Pasta bestehende Nest von Lasius fuliginosus manchmal in alten Bäumen gefunden wird; letztere Art bewohnt aber häufiger das Gebälke der Häuser und es bohrt keine bekannte Ameisenart ihre Gallerien in noch lebende Gewebemassen.

Die eben erwähnte Art des Verhältnisses zwischen Pflanzen und Ameisen lässt sich mit dem Epiphytismus im Pflanzenreiche vergleichen; es ist eine Symbiose einfachster Art, ein blosser Raumparasitismus, der, wie jener, verschiedene Stufen der Anpassung zeigt. Gewisse Ameisen sind ausschliesslich Baumbewohner (so bei

uns Camponotus marginatus, im tropischen Amerika mehrere Arten), andere nehmen gelegentlich, aber selten, mit einem anderen Substrate vorlieb (Lasius fuliginosus etc.), andere noch kommen ebenso häufig im Boden, wie im Holze vor (C. ligniperdus, herculeanus etc.). Ganz ähnlich finden wir unter den epiphytischen Gewächsen Formen, die bereits ganz an die Lebensweise auf Bäumen gebunden sind, wie Tillandsia usneoides, andere, die gelegentlich auf dem Boden vorkommen, und noch andere, die ebenso häufig als Landpflanzen, wie als Epiphyten leben.

Was die Beziehungen der Ameisen zu den von ihnen bewohnten Pflanzen betrifft, so sind sie in Europa im ganzen als ziemlich harmlos zu bezeichnen; gewisse Arten sind etwas schädlich, indem sie durch ihre ausgedehnten inneren Nester die Festigkeit des Stammes beeinträchtigen, oder, namentlich, indem sie sich an Wurzeln oder jungen Sprossen mit Aphidenzucht abgeben und diese pflanzenschädlichen Thierchen gegen ihre Feinde schützen; anderseits aber sind sie nützlich, indem sie manche noch gefährlichere Insekten vertilgen.

Im tropischen Amerika, wo die ganze Rasse der Kerfen weit mehr entwickelt ist als in Europa, ist der Besitz eines Ameisennestes auch von weit grösserer Wichtigkeit, namentlich bei Pflanzen, die von den Blattschneidern (Atta-Arten) bevorzugt werden. Gewächse, die in Folge bestimmter Structureigenthümlichkeiten einen besonders passenden Wohnort für Ameisen aus kriegerischen Sippen bilden, werden daher einen ganz entschiedenen Vortheil daraus ziehen.

Beständig von Ameisen bewohnte Pflanzen gehen der europäischen Fauna ganz und gar ab; gewisse Baumarten werden zwar häufiger, andere selten oder gar nicht bewohnt; im Ganzen ist aber das Vorkommen einer grösseren Ameisencolonie in einem Baume bei uns eine seltene Erscheinung. Im tropischen Amerika dagegen sind Fälle constanter oder doch häufiger Symbiose zwischen Ameisen und gewissen Pflanzenarten bereits in Mehrzahl bekannt. So habe

ich bei der vorher erwähnten Tillandsia bulbosa, in der schwammigen Luftwurzelmasse gewisser Epiphyten stets viele Ameisen gefunden.

Häufig von Ameisen bewohnt finden wir in den Tropen die pflanzlichen Axengebilde, die dem Princip möglichst grosser Biegungsfestigkeit bei geringem Materialaufwand entsprechend, als Hohlcylinder ausgebildet sind; in besonders günstigen Fällen kann sogar beinahe constante Symbiose eintreten, ohne dass die Pflanzen entsprechende Anpassungen besitzen, so bei Arten der im tropischen Süd-Amerika verbreiteten Polygonaceen-Gattung Triplaris[1]). Ich habe leider nicht Gelegenheit gehabt, die Bäume in der Natur zu sehen. Aus den vorliegenden Angaben der Literatur, mit welchen private Mittheilungen von den Herren Dr. W. Schwacke und Dr. Barbosa Rodrigues, die beide die Triplaris-Arten am Amazonenstrom beobachtet haben, geht hervor, dass die dieselben bewohnenden Ameisen sehr giftig sind und ihre Wohnbäume mit grösster Energie vertheidigen.

Herr Prof. Dr. Ernst in Caracas hat die grosse Güte gehabt, mir zahlreiche Aeste verschiedenen Alters der in Venezuela, jedoch kaum in der nächsten Nähe der Hauptstadt, sondern in den heissen Niederungen (tierra caliente) wachsenden Triplaris caracasana zu senden. Nach den Mittheilungen, welche die Sendung begleiteten, entwickelt der sonderbarer Weise „palo Maria" genannte Baum nur wenige Aeste, welche auf dem Gipfel des sehr hohen, geraden Stammes eine verhältnissmässig kleine, mehr oder weniger kugelförmige Krone bilden. Der grösste von Prof. Ernst gesehene Baum hatte etwa 12 m Höhe, einen an der Basis nur etwa 30 cm dicken Stamm und eine Krone, die bei etwa 3 m Höhe einen Querdurchmesser von 4—4,5 m haben mochte.

Die zahlreichen mir übersandten Aststücke zeigen nichts, das als Anpassung an Ameisen gedeutet werden könnte. Die Aeste besitzen in ihrem Innern eine nur etwa 5—8 mm breite, von

1) Vgl. darüber Martius, Schomburgk, Meisner, Huth.

Diaphragmen unterbrochene Höhlung, zu welcher rundliche, von den Ameisen gebohrte Oeffnungen als Thüren führen. Letztere sind beinahe ausnahmslos einzeln am Internodium und gewöhnlich am oberen Ende einer flachen, bis zum nächst unteren Blatte gehenden Rinne gelegen. Die Wand des Hohlcylinders ist an der Rinne, die durch den Druck der Knospe bedingt ist und bei vielen anderen Pflanzen vorkommt, etwas dünner als anderswo, was die Lage der Bohrstelle jedenfalls in erster Linie mitbedingt; letztere ist in weitaus der Mehrzahl der Fälle am oberen Ende der Rinne gelegen, was daher rühren möchte, dass die Ameisen zur Anlage ihrer Oeffnungen Lenticellen, welche nur im oberen Ende des Internodium gelegen sind, benutzen [1]).

Die Fanatiker der Biologie würden wohl geneigt sein, in solchen Fällen constanter oder doch gewöhnlicher Symbiose dennoch Anpassungen der Pflanzen an die Ameisen anzunehmen. Die Kammern von Tillandsia bulbosa, das schwammige Geflecht der Luftwurzeln vieler Epiphyten, die Höhlungen des Stammes und der Aeste von Triplaris wären zur Aufnahme von Schutzameisen entstanden. Wir wissen dagegen, dass diesen Structuren eine ganz andere Bedeutung zukommt; die von Ameisen bewohnten äusseren Höhlungen der zwiebelartigen Basis von Tillandsia bulbosa sind versiechte Cisternen, die Luftwurzelmassen dienen zum Aufsammeln von Humus und Feuchtigkeit und was die Höhlungen in Stämmen und Aesten bei Triplaris betrifft, so verdanken dieselben dem Princip grösster Biegungsfähigkeit bei geringstem Materialaufwand ihren Ursprung. In solchen Fällen auch constanter Symbiose lässt sich keine Vorrichtung entdecken, die man mit irgend welchem Rechte als Anpassung an die Ameisen auffassen könnte. Das blosse Zusammenleben bedeutet natürlich gar nichts, consequenterweise müsste man sonst die hohlen Stengel von Oenanthe Phellandrium und Sium als Anpassung an den Käfer Lixus paraplecticus auf-

1) Man vergleiche über Triplaris auch Meisner und Huth (2).

fassen, der in denselben seinen Larvenzustand durchmacht, um später, als vollkommenes Insekt, das Laub seiner Wirthpflanze zu verzehren.

Dass die von kriegerischen Ameisenarten bewohnten Pflanzen im Kampfe ums Dasein gewisse Vortheile geniessen, ist ganz unzweifelhaft; die zahllosen Ameisen im Luftwurzelgeflecht vieler Orchideen bilden eine wahre Schutzarmee gegen die Blattschneider — falls solche die Orchideen aufsuchen, was ich nicht weiss — und diejenigen, welche sich häufig im Humus der Rosetten epiphytischer Tillandsien (incl. Vriesea) aufhalten, werden wohl die Affen, welche die saftigen Blattbasen dieser Pflanzen gerne abbeissen, fernhalten [1]). Nehmen wir an, dass gewisse für Ameisennester geeignete Pflanzen den Angriffen der Blattschneider besonders ausgesetzt waren, so werden solche Stöcke, die Ameisen enthielten, einen grossen Vorzug vor anderen gehabt haben; neu auftretende Eigenschaften, durch welche Schutzameisen angelockt wurden, hatten daher Aussicht, zu bestehenden Charakteren zu werden. Es ist das nicht eine blosse Hypothese; der Fall ist vielmehr verwirklicht, und zwar bei gewissen Arten der Gattung Cecropia.

3. Die Beziehungen der Cecropien zu ihren Schutzameisen sind, nachdem Belt den Gedanken der gegenseitigen Anpassung zuerst ausgesprochen, von Fritz Müller in vortrefflicher Weise geschildert worden, und ich habe selbst Gelegenheit gehabt, mehrere Arten dieser Gattung an ihren natürlichen Standorten zu studiren. Ich glaube im Stande zu sein, die Angaben Fritz Müller's in wesentlichen Punkten zu vervollständigen und eine genaue Darstellung dieses wunderbaren Falles einer Symbiose zwischen Pflanzen und Ameisen, mit ausgesprochener gegenseitiger Anpassung, zu geben.

---

1) Es wurde mir in São-Bento (S.-Brasilien) von zuverlässiger Seite behauptet, dass der Boden unter den Bäumen oft von solchen abgebissenen Blättern bestreut ist.

Jeder Naturforscher, der im tropischen Amerika je gewesen, wird sich der Cecropien (Imbauba, Embauba der Brasilianer; bois-canot, trumpet tree in Westindien) wohl erinnern; dieselben gehören zu den sonderbarsten Bäumen jener Länder, wo die Bäume doch so viele und merkwürdige Abweichungen von denjenigen der europäischen Schemata zeigen; zudem gehören dieselben zu den gemeinsten Baumarten und wachsen nicht blos verborgen im dichten Urwalde, sondern auch vielfach in der Capoeira [1]), sowie in den lichten Gebüschen, die die Savannen des inneren Süd-Amerika stellenweise unterbrechen. Ihr senkrechter, glatter, von dreieckigen Narben gefleckter Stamm erhebt sich auf kurzen stelzenartigen Luftwurzeln und trägt nur spärliche, bei Cecropia adenopus, auf welche sich unsere Schilderung hauptsächlich bezieht, stets einfache Aeste, die an der Basis horizontal sind, in einer Entfernung von zwei oder drei Fuss aber unter scharfer Krümmung nach oben wachsen. Man hat den Baum mit Recht einem riesigen Candelaber verglichen. (Taf. I.)

Die Blätter sind in auffallend geringer Zahl vorhanden, aber sehr gross, namentlich bei jungen, unverzweigten Bäumen; ihre Gestalt ist handförmig, ihre Oberfläche oben meist grün, unten, je nach Art und Alter, mehr oder weniger reichlich grau oder weiss behaart. Aehnlich wie bei den Arten der verwandten Gattung Ficus umfasst eine mächtige, dunkelrothe Scheide die jungen Blätter.

Wird ein solcher Baum unsanft gestossen, so tritt augenblicklich eine wilde Schaar empfindlich beissender Ameisen zum Vorschein, gegen deren Angriffe man sich nur schwer zu wehren vermag, wie schon in der älteren Literatur in origineller Weise geschildert wird. Das Fällen einer Imbauba ist daher keine gerade angenehme Aufgabe. Ich habe Ameisen tagelang in meinen Kleidern dulden müssen und bin sie in meiner Wohnung nicht mehr

1) So nennt man bekanntlich in Brasilien den nach Zerstörung des Urwalds entstehenden Nachwuchs.

los geworden, nachdem ich einige Stücke der Imbauba heimgebracht hatte.

Das plötzliche Auftreten einer wahren Armee von Ameisen ist eine höchst auffallende Erscheinung; nichts verräth nach aussen die so nahe liegende Gefahr, wenngleich manche der Thierchen auf Stamm und Blättern emsig herumlaufen. Nähere Betrachtung zeigt, dass dieselben aus kleinen, rundlichen Oeffnungen der oberen Internodien heraustreten (Taf. II, Fig. 2) und dass die vernarbten Spuren solcher Oeffnungen einzeln den unteren Internodien noch sichtbar sind.

Der Stamm ist inwendig hohl, quergefächert und von zahllosen Ameisen bewohnt, für welche derselbe einen höchst geeigneten Aufenthalt darstellt, zumal der Baum, wie wir nachher sehen werden, den Ameisen nicht blos eine Wohnung, sondern auch Nahrungsmittel liefert.

4. Ueber die die Imbauba bewohnenden Ameisen liegen einige Angaben von Belt (p. 224) und namentlich von Fritz Müller vor. Meine eigenen Beobachtungen stimmen mit denjenigen des letztgenannten Forschers überein. Nach Belt kommen drei verschiedene Arten von Ameisen in den hohlen Stämmen der Cecropia-Arten Nicaraguas vor — alle gleich muthig und kampffertig. Nach den ausgedehnten Beobachtungen Fritz Müller's bewohnt dagegen nur eine Ameisenart die Imbaubabäume der Prov. Sta Catharina, die wohl sämmtlich zu Cecropia adenopus gehören, nämlich Azteca instabilis Smith, welche an anderen Standorten nicht vorkommt. Ueber die Lebensweise dieser Ameise entnehme ich aus Fritz Müller's Arbeit folgende Angaben, die ich vollkommen bestätigt fand: „Die Besiedelung junger Imbaubastämmchen geschieht in der Weise, dass ein befruchtetes Weibchen, die spätere Königin des Ameisenstaats, durch eine von ihr genagte Oeffnung in eine der obersten Kammern des Stammes eindringt. Die Oeffnung verwächst bald wieder; in der völlig geschlossenen Kammer beginnt die Königin Eier zu legen; die aus ihnen sich entwickelnden Arbeiter-

ameisen eröffnen dann wieder von innen her die Verbindung mit der Aussenwelt. Das Eindringen des Weibchens geschieht nun stets an einer ganz bestimmten Stelle, nahe dem oberen Ende der Kammern.“ Auf die Eingangsöffnung werden wir nachher zurückkommen; ich lasse daher die diesbezüglichen Angaben Fritz Müller's zunächst bei Seite.

„Die Eingangspforte bildet gleichzeitig der jungen Königin ihre einzige Nahrung bis zu der Zeit, wo ihre erwachsenen Nachkommen anderweitig für sie sorgen können; in dem beim Eindringen der Königin verletzten Gewebe beginnt eine lebhafte Wucherung, durch welche nicht nur, wie bereits erwähnt, die Oeffnung rasch wieder völlig verschlossen, sondern auch für die Königin reichliche, saftige Nahrung erzeugt wird. Ich sah nie eine andere, als diese Stelle der Kammerwand benagt; dadurch, dass sie das wuchernde Gewebe wegfrisst, erleichtert sie zugleich ihren Kindern das Wiedereröffnen der geschlossenen Pforte. Wird sie, was sehr häufig geschieht, durch eine Schlupfwespe getödtet, so bildet das nicht weiter im Zaume gehaltene wuchernde Gewebe einen ins Innere der Kammer vorspringenden, bisweilen sehr ansehnlichen, bald platten, bald blumenkohlähnlichen Wulst. So kann man schon an der Beschaffenheit der Eingangspforte sehen, ob man auf dem Boden der Kammer eine lebende Königin oder neben ihrer Leiche eine feiste Schlupfwespenmade zu erwarten hat .... Nicht selten findet man in jungen Imbauben vier bis sechs aufeinanderfolgende Kammern mit je einem eierlegenden Weibchen besetzt, ein einziges Mal traf ich deren zwei in derselben Kammer.

„Der braune Stoff der Wände, zwischen denen die Königin sowie auch die Larven liegen und ein welche die ganze Kammer füllendes Labyrinth bildet, dürfte auch aus dem Safte der Imbauba hergestellt sein .... Bisweilen findet man in einzelnen Kammern weiche Klumpen dieses Stoffes angehäuft, die noch nicht zu Wänden verarbeitet und noch nicht mit Brut besetzt sind.“ (Taf. II, Fig. 3, 4.)

Ferner sei aus dem Aufsatz Fritz Müller's noch entnommen,

dass, wie ich auch bestätigen kann, die Ameisen sich stets weisse Schildläuse halten; ich habe an wildwachsenden Bäumen diese Insekten nie ausserhalb der Kammern gesehen, während sie in unseren Gewächshäusern die Blätter und Knospen bedecken. Auch Belt erwähnt Schildläuse „which suck the juices from the tree, and secrete a honey-like fluid that exudes from a pore on the back and is lapped up by the ants.“ Die Königin ist, nach Belt, von ungefähr einem Dutzend solcher Schildläuse umgeben.

5. Wir haben die die Imbauba bewohnenden Ameisen kennen gelernt. Wir wissen, dass dieselben im Stande sind, dem Baume einen wirksamen Schutz zu gewähren; es wird sich jetzt aber fragen, ob der letztere dieses Schutzes wirklich bedürftig ist und ob nachweisbar die Feinde des Baumes durch die denselben bewohnenden Ameisen ferngehalten werden, was durch direkte Beobachtung und durch Vergleich von Bäumen, die Ameisen enthalten, mit solchen, die derselben entbehren, festzustellen war. Man findet nämlich zuweilen, wenn auch relativ überaus selten, einen Baum, der aus irgend einem Grunde frei von Ameisen geblieben ist.

Fritz Müller hat in seinem mehrfach erwähnten Aufsatze wichtige Beiträge zur Lösung dieser Frage geliefert. Er fand, dass Bäume, die der Ameisen entbehrten, sehr häufig von den Blattameisen verheert werden, während die bewohnten Bäume verschont bleiben. Ich habe mich schon bald nach meiner Ankunft in Blumenau von der Richtigkeit dieser Angaben überzeugen können. Auf einem Spaziergang mit dem berühmten Biologen sah ich eine noch kleine Imbauba, deren Blätter, mit Ausnahme der Hauptrippen, von Blattameisen ganz zerschnitten worden waren. Mit grösster Zuversicht behauptete Dr. Fritz Müller, dass der Baum keine Ameisen enthalten würde, und durchschnitt ihn mit seinem Waldmesser. Der Stamm war in der That ganz frei von Ameisen und hatte solche auch nie enthalten; seine einzigen Bewohner waren einige träge, braune Käferchen.

Es war das erste Mal, dass ich ein ameisenfreies Exemplar der Cecropia adenopus sah. Auf meinen späteren Wanderungen in der Provinz Sta Catharina bin ich noch hie und da, höchstens zehn bis zwölf Mal, Bäumen begegnet, deren Blätter in ähnlicher Weise zerschnitten waren; sie waren stets klein und *stets ameisenfrei*. Dagegen habe ich, mit Ausnahme einjähriger Pflänzchen, *eine intakte, aber ameisenfreie Cecropia adenopus nie gesehen*, obwohl dieselbe zu den gewöhnlichsten Waldbäumen in Süd-Brasilien gehört und ich viele Stämme umhieb. Endlich sei noch ausdrücklich hervorgehoben, dass ich nie ein von Ameisen bewohntes Exemplar gesehen habe, das auch die geringste Spur von der Thätigkeit der Blattschneider gezeigt hätte. *Fritz Müller* hat nur einen einzigen und zwar sehr instructiven Fall dieser Art kennen gelernt; er fand einige Blattschneider an einem Blatte eines von Azteca bewohnten Baumes beschäftigt; dieselben waren aber nicht längs des Stammes hinaufgekrochen, sondern durch Vermittelung eines benachbarten Baumes auf das Imbaubablatt gelangt, sodass sie von den Schutzameisen unbemerkt geblieben waren.

Aus dem Umstande, dass ameisenfreie Stöcke der Cecropia adenopus in der grossen Mehrzahl der Fälle verheert werden, während die Blätter bewohnter Bäume so gut wie stets intakt bleiben, geht unzweifelhaft hervor: 1) *dass die Blattschneider eine ganz besondere Vorliebe für die Blätter der Imbauba besitzen*, 2) *dass die die Imbauba bewohnenden Ameisen sie in wirksamster Weise gegen die Blattschneider schützen.*

Die Blattschneider sind unter den Feinden des Imbaubabaums jedenfalls die gefährlichsten, wie überhaupt für alle Pflanzen, deren Blätter für ihre geheimnissvollen Zwecke tauglich sind. Das Verhalten der Cecropia-Ameisen anderen Feinden des Baumes gegenüber habe ich nicht untersucht. Raupen kommen auf dem Baume vor; wie sie sich den Schutzameisen gegenüber ver-

halten, ob sie vielleicht den Stichen gegenüber unempfindlich sind, ist mir nicht bekannt. Wieder sei daran erinnert, dass auch Pflanzen mit Brennhaaren, wie Urtica-, Urera-Arten der Raupen keineswegs entbehren. Endlich werden nach Bates [1]) die Blätter der Imbauba am Amazonenstrom von Faulthieren gerne gefressen. Er erzählt, wie er ein an einem Cecropiaaste hängendes Faulthier angeschossen habe, dieses aber nicht zu Boden gefallen sei, und wie der ihn begleitende junge Indianer „tried to climb the tree, but was driven back by swarms of stinging ants: the poor little fellow slid down in a sad predicament and plunged into the brook to free himself." Auf welche Weise es dem Faulthier gelingt, vor den Ameisen Stand zu halten, wird von Bates nicht mitgetheilt.

5. Wir haben im vorhergehenden Paragraphen die Bewohner des Imbaubabaums und den Schutz, den sie ihm gegen die Angriffe der Blattameisen gewähren, kennen gelernt. Wir gehen jetzt zur Betrachtung der Wohnung über, um die Beantwortung der Frage zu versuchen, ob dieselbe Anpassungen an die Ameisen zeigt, oder ob sie in allen ihren Eigenthümlichkeiten ganz ohne Rücksicht auf die letzteren entstanden sein kann. Diese Frage allein ist es, die für die Botanik von Interesse ist, nicht die blosse Thatsache, dass Ameisen gewisse Pflanzen bewohnen oder ihre Nahrung von denselben entnehmen und sie event. gegen ihre Feinde beschützen.

Wir haben die Schutzameisen in ihren braunen Zellen im Innern des hohlen Stammes gelassen. Wir knüpfen am besten unmittelbar daran, indem wir unsere Betrachtungen mit den Kammern beginnen. (Taf. II, Fig. 3, 4.)

Die Kammern sind kreisrund, durchschnittlich etwa 4—7 cm hoch, durch sehr dünne und zerbrechliche, von den Ameisen stets

1) l. c. p. 193.

durchlöcherte Querwände von einander getrennt. Die Breite der Kammern ist an der Basis des Stammes bedeutend geringer, als am Gipfel, die innere Gesammthöhlung hat daher eine spitz trichterförmige Gestalt. Dieses hängt damit zusammen, dass der Vegetationskegel in der Jugend klein ist, allmählich aber zu ganz enormem Umfang heranwächst, und dass die dadurch bedingte Zunahme der primären Gewebebildung hauptsächlich dem früh verschwindenden Marke zu Gute kommt.

Das Verhältniss der Wanddicke zur inneren Höhlung ist daher ein ganz anderes am Gipfel eines jungen als eines älteren Stammes, dessen jüngere Internodien gewöhnlichen Trinkgläsern an Breite und Wanddicke beinahe vergleichbar sind.

Die allerjüngsten Höhlungen sind noch nicht von Ameisen bewohnt. Ihre Wände sind zunächst von einer flockigen, weissen Masse, den Ueberresten des Markes, überzogen; später werden sie braun. Die Diaphragmen sind in der Jugend continuirliche Scheiben und bleiben es zeitlebens in Bäumen, die nicht von Ameisen bewohnt sind. Diese machen grosse Löcher in dieselben, um sich offene Communication herzustellen, vielleicht auch theilweise, um sich von den saftigen Zellen zu ernähren.

Nach den vorliegenden Schilderungen des Imbaubabaums, namentlich bei Beccari und Delpino, könnte man glauben, dass die Kammern Anpassungen an die Ameisen darstellen; dem ist aber keineswegs so. Hohle Stämme sind auch ganz ohne Ameisen eine häufige Erscheinung, und es ist über alle Zweifel gestellt, dass sie auf das Princip biegungsfester Construction bei geringem Aufwand von Material zurückzuführen sind. Die Höhlungen stellen ebensowenig, wie bei der früher besprochenen Triplaris, eine Anpassung an Ameisen dar.

7. Communication mit der Aussenwelt ist nur an den oberen Internodien vorhanden und wird durch rundliche oder etwas längliche Oeffnungen von wenigen Millimetern Durchmesser vermittelt.

Diese Pforten (Taf. II, Fig. 2) dienen nur während einer beschränkten Zeit; sie werden durch die Thätigkeit der umgebenden Gewebe später vernarbt, während weiter nach oben neue Oeffnungen perforirt werden. Mit Ausnahme der untersten ist wohl jedes Internodium einmal mit einer Thüre versehen gewesen.

Die Thüre hat für uns ein grösseres Interesse, als die Kammer selbst. Sie befindet sich stets an genau dem gleichen Orte, nämlich, wie auch meistens bei Triplaris, am oberen Ende einer flachen Rinne, die in senkrechter Richtung von der Ansatzstelle des nächst unteren Blatts nach oben geht. Die anfänglich räthselhaft erscheinende Constanz in der Lage der Oeffnung wird wohl begreiflich, sobald man sich ein noch intaktes Internodium ansieht. *Es befindet sich nämlich an der später perforirten Stelle*, wie *Fritz Müller* zuerst nachwies, *eine ovale Vertiefung, welche einer stark verdünnten Stelle der Wand entspricht* (Taf. II, Fig. 1 *a*). Die Ameisen wissen, dass diese Vertiefung die Stelle bezeichnet, wo sie am leichtesten bohren werden. Bohrversuche werden, so weit meine Beobachtungen reichen, nie an anderen Orten angestellt. Die flache Rinne oberhalb des Stielansatzes ist eine im Pflanzenreich sehr häufige, z. B. bei verschiedenen Polygonaceen und bei Bambusen vorkommende Erscheinung, die keineswegs auf Anpassung an die Ameisen, sondern auf den Druck der Axillarknospe zurückzuführen ist. Die verdünnte Stelle am oberen Ende der Rinne ist dagegen ein morphologisches Räthsel, dessen Lösung uns zunächst beschäftigen soll.

Um die erste Anlage des Grübchens zu finden, müssen wir hoch hinauf gehen; dasselbe wird nämlich, wenn auch zunächst nur als Punkt, sichtbar, sobald das Internodium sich zu strecken beginnt. Da stellt man leicht fest, dass die Axillarknospe demselben anliegt, und dem Druck dieser ist daher ohne Zweifel die erste Entstehung des Grübchens zuzuschreiben. Dieser Druck hat aber an der gleichen Stelle nur kurze Dauer; da das intercalare Längen-

wachsthum des Internodium beinahe ganz auf dessen Basis beschränkt ist, wird das Grübchen nach oben geschoben, während die Knospe ihre Lage beibehält. Der Druck der letzteren auf die Gewebe dauert fort und bedingt in Folge des gleichmässig vor sich gehenden Längenwachsthums, welches eine fortwährende Verschiebung nach oben der gedrückten Stelle veranlasst, die Bildung der flachen Rinne.

Die Rinne ist anfangs leicht sichtbar, wird aber im Laufe der Zeit ganz obliterirt; das Grübchen dagegen beginnt, obwohl seine Entstehung auf der gleichen Ursache beruht, nachdem der Druck der Knospe aufgehört, sich bedeutend zu verbreitern und zu vertiefen und, was am merkwürdigsten ist, es bildet sich auch an der Innenseite des inzwischen hohl werdenden Internodium eine entsprechende Vertiefung, indem das Mark am Diaphragma leichter zerreisst und die Gewebe desselben ein schwächeres Wachsthum zeigen, als anderswo.

So entsteht aus der anfangs punktförmigen Vertiefung ein breiter Kanal, der in der Mitte von einer dünnen Scheidewand, dem „Diaphragma", durchschnitten ist.

Merkwürdiger noch als diese Vorgänge sind diejenigen, die sich gleichzeitig in der Gewebebildung abspielen. Zur Zeit der ersten Entstehung der Vertiefung durch den Druck der winzigen Knospe ist das kaum 1 mm hohe Internodium noch meristematisch, die Erstlingsgefässe allein durchziehen als fertige Elemente die sonst kaum differenzirte dichte Gewebemasse; dieser Zustand bleibt im wesentlichen der gleiche noch lange, nachdem das Grübchen oberhalb der Knospe sich befindet.

Sind einmal die Umrisse der Gefässbündel auf dem Querschnitte wohl sichtbar, so erkennt man, dass dieselben sehr zahlreich sind und einen Ring bilden, *der im Diaphragma und hinter der Rinne unterbrochen ist.* Die Untersuchung zeigt, dass die im entsprechenden Streifen des nächst jüngeren Internodium senkrecht nach unten verlaufenden Blattspuren sich im Knoten nach rechts

und links biegen und mit anderen Blattspuren verschmelzen, sodass ein 1 bis 2 mm breiter Streifen hinter der Rinne und dem Grübchen der Blattspuren entbehrt.

Wir wollen die folgenden Stadien der Gewebeausbildung zunächst überspringen und gleich zu einem späteren Zustand übergehen, der ungefähr dem Zeitpunkt entspricht, auf welchem die Durchbohrung stattzufinden pflegt. Die grossen Scheiden, welche die Knospe umhüllten, sind abgefallen, das Grübchen ist breit und tief, die innere Kammer ist ausgebildet und das secundäre Dickenwachsthum hat begonnen (Taf. II, Fig. 5).

Die Ueberreste des Marks überziehen gleichmässig die Innenwand mit Ausnahme des Diaphragma, an welchem sich eine durch weitergehende Zerstörung des Marks entstandene Vertiefung befindet; auch die Rinne ist, wenn auch schwach, an der Innenseite kenntlich, was aber nicht auf geringerer Dicke des Marks, sondern allein des ausserhalb desselben befindlichen Wandstreifens beruht.

Die Wand des Hohlcylinders zeigt rings herum, mit Ausnahme des Diaphragma, also auch hinter der Rinne, von innen nach aussen folgende Zonen:

1) Eine Lage dickwandiger, stark getüpfelter, kleiner Zellen.
2) Parenchym (mit Schleimgängen).
3) Kreisförmig geordnete Gefässbündel mit Cambium.
4) Fasern, zu kleinen Gruppen im Parenchym zerstreut, an der Aussenseite der Bastkörper.
5) Parenchym mit Milchröhren.
6) Eine Zone von Collenchymzellen, stellenweise durch schwache Parenchymstreifen unterbrochen.
7) Epidermis mit einfachen Haaren.

Weit einfacher ist die innere Structur des Diaphragma — da finden wir in der Regel nur Parenchym und Schleimgänge. Die innere Zone dickwandiger kleiner Zellen ist an dieser Stelle unterbrochen, die Gefässbündel und die sie be-

gleitenden Fasergruppen fehlen gänzlich und das Collenchym ist, wenigstens in der grossen Mehrzahl der Fälle, ganz durch gewöhnliche, dünnwandige Parenchymzellen ersetzt; nur selten habe ich ein paar schwach entwickelte Collenchymbündel beobachtet. Cambium ist wohl vorhanden, erzeugt aber im Diaphragma nur Parenchym. Die Untersuchung der Gewebe unterhalb des Diaphragma, also in dem der Rinne entsprechenden Streifen, zeigt nur unwesentliche Abweichungen von der Umgebung: die Lücke, welche wir im primären Gefässbündelring beobachtet hatten, *ist nur im Diaphragma bestehen geblieben*; hinter der Rinne ist sie durch allerdings schwache Zwischenbündel ausgefüllt worden.

Das Diaphragma entbehrt demnach aller Gewebe, die das Durchbohren erschweren würden: Collenchym, Fasern, Gefässbündel, die harten Zellen der inneren Grenzzone, also alle verholzten oder irgendwie zähen Elemente; — Parenchym und selten einige Milchröhren sind seine einzigen Gewebebestandtheile. *Zudem ist die Thätigkeit des Cambium im Diaphragma wenig ergiebig, sodass letzteres relativ dünn bleibt.*

Es ist uns jetzt leicht verständlich, warum die Ameisen mit solcher Constanz ihre Ein- und Austrittsöffnungen in dem Grübchen bohren; die Wand ist da am dünnsten und die Gewebe bieten, Dank dem Fehlen harter oder zäher Elemente, eine nur sehr geringe Resistenz. Hiermit ist aber natürlich noch lange nicht gesagt, dass das Grübchen und die merkwürdigen Eigenschaften des Diaphragma Anpassungen an die Ameisen darstellen; die Beantwortung dieser Frage hat uns jetzt zu beschäftigen.

8. Wir haben gesehen, dass im Kampf ums Dasein zwischen der Vegetation des tropischen Amerika und den Blattschneiderameisen nur solche Gewächse bestehen können, welche in irgend einer Weise gegen die Angriffe der zerstörenden Thierchen geschützt sind. Cecropia adenopus, peltata etc. verdanken ihre relative Im-

munität dem Schutz der sie bewohnenden Ameisen, es war aber keineswegs gesagt, dass verwandte Arten nicht aus irgend einem anderen Grunde immun waren und der Ameisen daher nicht bedurften.

Eine ameisenfreie Cecropia-Art aufzudecken war eines der Ziele meiner Excursionen und wurde schliesslich mit bestem Erfolg gekrönt; eine solche bewohnt nämlich, neben der ameisenführenden C. peltata, die Wälder des bekannten Berges Corcovado bei Rio de Janeiro, wo ich sie mit meinen Freunden Dr. Schenck und Dr. Schwacke in ziemlich zahlreichen Exemplaren beobachtete; der erstgenannte Forscher hat sie nach meiner Abreise noch vielfach gefunden und stets das gänzliche Fehlen der Ameisen constatirt. Ich werde sie im Folgenden als Corcovado-Cecropia bezeichnen, obwohl, wie gesagt, dieselbe keineswegs der einzige Repräsentant der Gattung auf genanntem Berge ist (Taf. II, Fig. 7 u. 8).

Die Ursache der relativen oder vollständigen Immunität gewisser Pflanzen gegen die Blattschneiderameisen, der grossen Bevorzugung anderer durch dieselben ist uns in den meisten Fällen unbekannt. Bei der uns jetzt beschäftigenden Cecropia haben wir jedenfalls einen sehr wesentlichen, vielleicht den einzigen Schutz in der überaus glatten, von Wachs überzogenen Oberhaut zu suchen, welche den Ameisen das Hinaufklettern jedenfalls unmöglich macht, wie aus den Versuchen Delpino's, die ich mit gleichem Erfolg wiederholte, an dem in dieser Hinsicht ganz ähnlichen Ricinus hervorgeht [1]).

Ein Baum mit solcher Epidermis bedurfte eines anderen Schutzes gegen die Blattschneiderameisen nicht und war übrigens aus dem gleichen Grunde den Schutzameisen unzugänglich. Es ist jetzt unsere Aufgabe, die Structur dieser Cecropia mit derjenigen Ameisen beherbergender Arten zu vergleichen, um die Bedeutung der vermuthlichen Anpassungen der letzteren zu prüfen; dieses ist um so mehr statthaft,

1) Näheres darüber im letzten Kapitel.

als der gröbere und feinere Bau der Corcovado-Cecropia im Uebrigen demjenigen der C. adenopus und C. peltata ganz ähnlich ist.

Die einzige von uns bis jetzt aufgefundene wahrscheinliche Anpassung ist die verdünnte, parenchymatische Stelle, das Diaphragma, durch welche das Durchbohren leicht ist und daher auch stets stattfindet; diese allein ist es daher, die uns zunächst zu beschäftigen hat.

Es fällt uns sofort auf, *dass das Grübchen bei der Corcovado-Cecropia ganz fehlt*; die Rinne ist wohl vorhanden, ihr oberes Ende aber in gar nichts vor dem Rest ausgezeichnet. Durchschneiden wir das Internodium, so finden wir in demselben eine Kammer, ganz ähnlich derjenigen der Ameisen beherbergenden Cecropien; aber auch hier ist ein Grübchen nicht sichtbar. Entfernen wir die Hüllen der Endknospe, so finden wir, wie bei den ameisenführenden Arten, an den jüngsten Internodien eine der Axillarknospe entsprechende Vertiefung; *diese Vertiefung entwickelt sich aber nicht zum Grübchen*, sondern bleibt flach und stellt schliesslich das obere Ende der Rinne dar. (Taf. II., Fig. 7.)

Durchschneiden wir ein Internodium vor Beginn des sekundären Dickenwachsthums, so finden wir ganz ähnliche Structurverhältnisse, wie bei C. adenopus wieder, d. h. als Auskleidung der Kammer die Ueberreste des Marks, dann die dunkele Zone kleiner, verholzter Zellen, den Gefässbündelkreis, mit den dessen Siebtheile begleitenden Fasergruppen, das Milchröhren führende Parenchym der primären Rinde, das Collenchym und die hier ganz haarlose Epidermis, aber *im Gegensatz zu Cecropia adenopus und anderen ameisenführenden Arten ist die innere Structur ringsum vollständig die gleiche, ausser im Gefässbündelringe, der hinter der Rinne, ähnlich wie bei den Ameisen-Cecropien, unterbrochen ist. Im Gegensatz zu letzteren wird aber diese Lücke bald, ihrer ganzen Länge nach, von nachträglich entstehenden Zwischenbündeln durch-*

zogen, während bei den Ameisen-Cecropien die Zwischenbündel wohl hinter der Rinne auftreten, im Diaphragma aber zunächst fehlen, um erst in sehr spätem Alter auch da theilweise zum Vorschein zu kommen.

Wir können jetzt den Antheil der Anpassung an die Ameisen an der Bildung des Grübchens und der eigenthümlichen Ausbildung der Gewebe hinter demselben erkennen. Die erste Anlage ist auf den Druck der Knospe zurückzuführen und hat daher mit den Ameisen nichts zu thun, ebenso wenig wie die Lücke im primären Gefässbündelsystem zwar ebenfalls eine vortheilhafte Einrichtung, aber keineswegs eine Anpassung darstellt; als solche dagegen müssen wir alle übrigen Vorrichtungen, durch welche das Bohren erleichtert wird, bezeichnen, nämlich das leichtere Zerreissen des Marks, die Lücke in der inneren Zone dickwandigen, verholzten Parenchyms, das Ausbleiben der Bildung von Zwischenbündeln, die schwache Ausbildung bezw. das gänzliche Fehlen des Collenchyms, endlich die viel geringere Thätigkeit des Cambium. Es sind das tiefgreifende Veränderungen, für welche uns allein die Anpassung an die Ameisen den Schlüssel geben können. Besonderes Interesse bietet endlich der Umstand, dass diese Unterschiede in sehr spätem Alter an Internodien, deren Wand mindestens fingerdick ist und, wenn nicht bereits durchbohrt, es niemals werden würde, sich theilweise ausgleichen, indem einzelne Zwischenbündel im Diaphragma auftreten und das innere Parenchym seine Wände verdickt und verholzt.

9. Wir haben in der Ausbildung einer besonderen Bohrstelle eine unzweifelhafte Anpassung an die Ameisen kennen gelernt. Vergleichen wir Cecropia adenopus oder peltata mit der Corcovado-Cecropia, so fällt uns ein fernerer wesentlicher Unterschied auf, der mit den Ameisen im engsten Zusammenhang steht.

Wie vorher gesagt, laufen mehr oder weniger zahlreiche Arbeiter emsig auf ihrem Wirthbaum hin und her, und zwar nicht blos zwischen den Thüren und dem Boden, sondern auch auf den höheren unbewohnten Zweigenden und Blättern. Wer diesen Wanderungen nach oben aufmerksam zulauscht, wird bald ihren Zweck und Ziel entdecken.

Die Unterseite der Blattstiele ist an ihrer Basis, auf einem Flächenraum von einigen Quadratcentimetern, von einem braunen sammetartigen Haarüberzug bedeckt, an dessen Oberfläche zahlreiche birn- oder eiförmige Körperchen liegen, die man beim ersten Blick für Insekteneier halten könnte, um so mehr als sie, der grossen Mehrzahl nach, nicht an der Pflanze befestigt sind, sondern nur lose durch die Haare festgehalten werden, sodass die geringste Erschütterung genügt, um ihr Herabfallen zu bedingen. Dass wir es jedoch mit pflanzlichen Gebilden zu thun haben, zeigt die nachher zu besprechende Entwicklungsgeschichte und ist übrigens von allen Forschern, die sich mit Cecropia beschäftigt haben, erkannt worden.

Diese Körperchen sind bei unbewohnten Bäumen, also denjenigen unserer Gewächshäuser oder den seltenen in der Natur ameisenfrei gebliebenen Exemplaren, sowohl bei alten wie bei jungen Blättern, recht zahlreich. Ganz anders verhält es sich bei denjenigen Bäumen, die im Besitze ihrer gewohnten Gäste sind; hier fehlen die Körperchen an älteren Blättern gänzlich und sind auch an den jungen meist nur sehr spärlich; reichlich findet man sie dagegen an Blättern, die aus ihrer dütenförmigen Scheide eben herausgetreten sind, und die Untersuchung der mächtigen Knospe zeigt, dass die ältesten der in derselben noch befindlichen Blätter ebenso reichlich mit solchen Gebilden versehen sind, als die entfalteten Blätter von Bäumen, die der Ameisen entbehren.

Die Ursache des Fehlens der eiartigen Gebilde bei ameisenführenden Bäumen und die biologische Bedeutung derselben überhaupt wurde zuerst von Dr. Fritz Müller in Blumenau festgestellt,

nach welchem dieselben daher Müller'sche Körperchen genannt werden mögen. Derselbe brachte nach Hause einen von einer kleinen Ameisencolonie bewohnten Ast der Imbauba und entfernte die Scheide des ältesten Blattes der Knospe, sodass ein von fünfzig bis hundert Körperchen bedecktes Kissen freigelegt wurde; beinahe gleich darauf wurde das letztere von zahlreichen Ameisen aufgesucht, von welchen jede die Körperchen eifrig aufsammelte und mit ihrer Last in das Nest verschwand. Die Ursache des Fehlens der Müller'schen Körperchen an den älteren Polstern, sowie des emsigen Umherlaufens der Ameisen auf Aesten und Blättern wurde durch diese und andere ähnliche Beobachtungen vollständig klargelegt.

Eine andere sehr merkwürdige Eigenthümlichkeit der Müller'schen Körperchen ist die, dass, wenn man dieselben durch Abwischen oder Schütteln von der Oberfläche eines Kissens ganz entfernt, letzteres sich einige Tage später wieder mit solchen bedeckt zeigt, sodass ein und dasselbe Kissen beinahe tagtäglich den Ameisen die gewünschte Beute liefert. Worauf diese beim ersten Blicke ganz befremdende Erscheinung beruht, wird uns sofort klar, wenn wir das Kissen durchschneiden; da zeigt sich nämlich, dass Tausende von Müller'schen Körperchen der verschiedensten Entwicklungsstadien zwischen den Haaren des Blattstielpolsters verborgen stehen; dieselben lösen sich, sobald sie eine gewisse Grösse erreicht haben, indem ihr kurzer Stiel vertrocknet, von der Unterlage ab, und werden von den ringsum befindlichen und einen seitlichen Druck ausübenden Haaren nach auswärts geschoben, sodass sie über die Oberfläche des Polsters hervorragen; die Haare verhindern aber gleichzeitig ihr Herabfallen. Beinahe jeden Tag kommen einige Körperchen zur Reife, sodass sämmtliche Blätter fortwährend von den Ameisen besichtigt werden müssen.

Dass der Besitz der Müller'schen Körperchen und ihr eigenthümlicher Entwicklungsgang dem Imbaubabaum einen grossen

Nutzen gewährt, indem die Schutzameisen dadurch veranlasst werden, fortwährend auf den verschiedensten Theilen der Krone Wache zu halten, kann keinem Zweifel unterliegen. Es ist damit aber noch nicht der Nachweis geliefert, dass dieselben Körperchen auch wirklich eine Anpassung an die Ameisen darstellen, und nicht, wie etwa die inneren Hohlräume, einem ganz anderen Zwecke ihren Ursprung verdanken. Um darüber definitiven Aufschluss zu bekommen, müssen wir uns über die Beschaffenheit der Müller'schen Körperchen und ihre Entwickelung näher unterrichten, die Möglichkeit einer anderen Function einer scharfen Prüfung unterwerfen.

Die Untersuchung eines reifen Körperchens an Schnitten in Wasser zeigt, dass dasselbe nur aus Parenchym und Epidermis besteht; Gefässbündel fehlen ganz. Der Gipfel ist von einer winzigen, von zwei halbmondförmigen Schliesszellen begrenzten, runden Spaltöffnung eingenommen; manchmal ist die Trennung der Schliesszellen eine unvollständige, die Oeffnung nur als ein unten blind endender Trichter ausgebildet. In allen Fällen fehlt unter der Spaltöffnung die sonst stets vorkommende Kammer gänzlich, — erstere ist direkt dem dünnwandigen Parenchym aufgesetzt (Taf. II, Fig. 12).

Der Inhalt der Zellen erscheint an in Wasser liegenden Schnitten zunächst undurchsichtig körnig, bald darauf aber bilden sich Vacuolen, während sich allmählich in allen Zellen grosse Oeltropfen ausscheiden. Um genauere Auskunft über die Inhaltsbestandtheile der Zellen zu bekommen, muss man die Körperchen zuerst durch Behandlung mit absolutem Alkohol wasserfrei machen und möglichst dünne Schnitte in dickem Glycerin untersuchen. Die Structur der Zellen zeigt sich dann derjenigen eines Oel und Aleuron führenden Samens sehr ähnlich. Grosse und kleine rundliche Gebilde liegen in einem feinkörnigen Plasmanetze, dessen Mitte von dem sehr dichten Zellkern eingenommen ist. Auch im Glycerin ist das Bild nur von sehr kurzer Dauer, — die Kugeln lösen sich unter Aufquellen von aussen nach innen und werden durch Hohlräume ersetzt.

Wesentliche Aufschlüsse über die Natur der Zellbestandtheile gibt uns die Behandlung mit Jodwasser und diejenige mit 1 °/₀ Ueberosmiumsäure.

Im ersteren Reagens bleiben die Zellen beinahe ebenso lang unversehrt wie in Glycerin, die Kugeln nehmen aber eine intensiv gelbbraune Farbe an. Eine starke und rasche Färbung der Kugeln wird auch durch Fuchsin, Methylviolett und Safranin hervorgerufen. Alle diese Reagentien verleihen dem Plasmanetz eine relativ nur sehr schwache Farbe. Stärke fehlt gänzlich. Die Ueberosmiumsäure färbt die Oeltropfen schwarz, die rundlichen Inhaltskörper bleiben in derselben farblos und werden sehr bald zerstört. Zuweilen jedoch ist es mir gelungen, Zellen zu beobachten, in welchen Schwarzwerden des Oels eingetreten war, während die Kugeln noch unverändert erschienen; da zeigte sich, dass das Oel in kleineren bis sehr kleinen Tropfen, zwischen den Kugeln, im Plasmanetze liegt und sich erst bei eintretender Desorganisation in Form grösserer Tropfen ausscheidet.

Die oben erwähnten Reactionen der rundlichen Inhaltsgebilde machten es schon sehr wahrscheinlich, dass dieselben aus eiweissartiger Substanz bestehen. Dieses wurde durch Behandlung der Körperchen mit Millon'schem Reagens und mit Salpetersäure und Kali bestimmt festgestellt; erstere bedingt das Auftreten einer intensiv rothen, derjenigen gleich dicker Schnitte durch den Lupinensamen ganz ähnlichen Färbung, während letztere nicht weniger scharf die Xanthoproteïnreaction hervorrief.

Merkwürdig ist die grosse Aehnlichkeit, die die Reactionen der Proteïnkugeln der Müller'schen Körperchen mit denjenigen vieler Aleuronkörner zeigen. Wie diese, werden auch jene von Wasser leicht zerstört, von Alcohol nicht coagulirt, von dickem Glycerin nur langsam angegriffen, von Pikrinsäure nicht fixirt, vom Millon'schen Reagens, von Jod, von organischen Farbstoffen intensiv gefärbt. Die Proteïnkugeln der Müller'schen Körperchen

sind indessen im frischen Zustand dickflüssig, während die Aleuronkörner in reifen Samen feste Consistenz besitzen.

Die nähere Untersuchung des Oels zeigte, dass dasselbe ein typisches fettes Oel ist. Dieses geht nämlich, ausser aus der schon erwähnten Osmiumsäurereaction, noch aus der Unlöslichkeit in Alcohol, Essigsäure, Chloral etc. und der Löslichkeit in Aether hervor.

Die Proteïn- und Oeltropfen scheinen in sämmtlichen Zellen gleichmässig vertheilt zu sein, bis auf die Epidermis, deren Inhalt ganz hyalin und wesentlich flüssig ist.

Der Inhalt der Müller'schen Körperchen ist nach dem Gesagten ausserordentlich reich an Eiweissstoffen und fettem Oel. Proteïnstoffe werden aber von Pflanzen nie abgeworfen, ausser in Samen, Sporen und Brutknospen, und fette Oele stellen ebenfalls für den pflanzlichen Stoffwechsel eminent wichtige Stoffe dar. Es ist mir nur ein Beispiel bekannt, dass mit solchen Substanzen gefüllte Organe, die nicht der Reproduction dienen sollen, von der Pflanze geopfert werden, und zwar geschieht das wiederum in Zusammenhang mit Schutzameisen, nämlich bei Acacia sphaerocephala; auf letztere werde ich indessen nachher eingehend zurückkommen. Ein Opfer so wichtigen Materials ist nach Allem, was wir vom pflanzlichen Stoffwechsel wissen, ohne einen entsprechenden Nutzen ganz undenkbar; einen sehr wichtigen Nutzen gewähren aber die Müller'schen dem Imbaubabaum in der That, indem zum Zweck ihres Aufsammelns die kriegerischen Schutzameisen fortwährend Aeste und Blattstiele durchstreifen, sodass die Raubbanden der Blattschneider kaum je zum Laube gelangen. Dass die Schutzameisen den Müller'schen Körperchen ein so grosses Interesse schenken, ist uns jetzt auch, seitdem wir über ihre chemische Beschaffenheit näher unterrichtet sind, wohl begreiflich; dieselben haben einen milden Geschmack sind voll von Nährstoffen und besitzen überhaupt ungefähr gleiche Consistenz und Zusammensetzung, wie z. B. die Ameisen-

puppen, die bekanntlich einen Leckerbissen erwachsener Ameisen bilden. Einen anderen Nutzen bieten im fertigen Zustand die Müller'schen Körperchen aber der Imbauba nicht, indem sie alsbald von den Schutzameisen weggeschleppt werden, bei unbewohnten Bäumen aber schliesslich abfallen.

Es erübrigt uns nur noch, einen Blick auf die Entwicklung der Müller'schen Körperchen zu werfen, einerseits um ihre morphologische Natur festzustellen, mit welcher die biologisch wichtige Frage ihrer phylogenetischen Entstehung eng verknüpft ist, andererseits um die Frage zu lösen, ob diese Gebilde nicht vielleicht auf früheren Entwicklungsstadien eine andere Rolle spielen, um erst zum Schluss diejenige einer Lockspeise für Ameisen zu übernehmen, — eine Metamorphose, die wir bei anderen ähnlichen Organen später kennen lernen werden.

Ganz junge Entwicklungsstadien Müller'scher Körperchen befinden sich in grosser Anzahl neben älteren auf den Stielpolstern nicht zu alter Blätter. Ihre Bildung beginnt damit, dass unterhalb einer Spaltöffnung lebhafte Theilungen in den äussersten Zellschichten der Rinde stattfinden, währen die Epidermis sich nur durch antikline Wände theilt und dementsprechend einfach bleibt. Es bildet sich auf diese Weise eine zunächst schwache Wölbung, deren nachher kugelförmige Gestalt erst spät in die ei- oder birnförmige des definitiven Zustands übergeht, während die inneren, Zellen, deren Inhalt auf jugendlichen Stadien ziemlich hyalin ist, sich mit den oben beschriebenen Stoffen füllen. Im Anfang ragt die Spaltöffnung als Mützchen auf dem Gipfel des Kegels hervor, und besitzt, im Verhältniss zum letzteren, bedeutende Grösse; sie nimmt aber nach ihrer Entstehung nicht an Grösse zu und liegt bei älteren Körperchen im selben Niveau, wie die umgebenden Zellen, sodass sie nur bei genauerer Untersuchung gefunden wird.

Die jugendlichen Stadien der Müller'schen Körperchen zeigen eine bedeutsame Aehnlichkeit mit den Schleim oder Harz secernirenden Drüsen, die vielfach den Gipfel der Zähne junger Blätter einnehmen und letztere durch ihre Ausscheidungen gegen Vertrocknen

schützen; auch die Anwesenheit der Spaltöffnung deutet auf eine secernirende Thätigkeit, da dieselbe einem dichten Gewebe direkt aufgesetzt ist und daher unmöglich mit Gasaustausch etwas zu thun haben kann. Bereits auch von Francis Darwin wurde die Ansicht, dass die „food-bodies" mit „glands" homolog seien, ausgesprochen. Indessen ist von solcher Secretion durchaus nichts sichtbar, obwohl die Müller'schen Körperchen sich zu Tausenden auf jedem Kissen befinden und die geringste Menge Harz oder Schleim sich durch Verkleben der umgebenden Haare verrathen würde. Auch von einer rein wässerigen Secretion kann nicht die Rede sein, indem die Polster, wenigstens nachdem sie aus der Knospe herausgekommen, vollkommen trocken sind, während dieses natürlich nicht der Fall sein würde, wenn aus Tausenden von Spaltöffnungen eine Wasserausscheidung stattfände. Uebrigens fehlen die Gefässbündel sowohl in den Körperchen als in der äusseren Rinde, während bekanntlich unter den Wasserporen stets zahlreiche Gefässe sich befinden.

Unsere Annahme, dass wir es in den Müller'schen Körperchen mit ursprünglich der Secretion von Schleim oder Harz dienenden Organen zu thun haben, wird endlich noch dadurch befestigt, dass bei der später zu besprechenden Acacia sphaerocephala ganz ähnliche Gebilde an den sonst bei Acacien von secernirenden Drüsen eingenommenen Blattspitzen sich befinden.

Die Modificationen, welche bei den Cecropien durch die Anpassung an Schutzameisen hervorgerufen wurden, beruhen nach den im Vorhergehenden mitgetheilten Untersuchungen nicht im Auftreten von Neubildungen, sondern in einer entsprechenden Veränderung bereits existirender Structuren. Die in Folge des Druckes der Knospe verdünnte Stelle am Stamme, welche von jeher der Gefässbündel entbehrte, wurde zu einer passenden Bohrstelle ausgebildet, und die ursprünglich der Secretion von Harz oder Schleim dienenden Drüsen wurden in Lockmittel für

Ameisen verwandelt. Irgend eine Anpassung an den Ameisen als Wohnstätten dienenden Kammern lässt sich dagegen nicht nachweisen.

Ebenso wie die Bohrstelle gehen auch die Müller'schen Körperchen der ameisenfreien Cecropia vom Corcovado ganz ab. Letztere fehlen aber auch bei einer Cecropia-Art, die ich in der Serra do Piciı́ (Provinz Rio) in zahlreichen Exemplaren beobachtete und deren ältere Exemplare wenigstens sich als stets ameisenführend erwiesen. Diese Art ist mit einer wohl ausgebildeten Bohrstelle versehen, die indessen erst an etwas älteren Exemplaren wohl ausgebildet wird, während bei jüngeren die Rinne in ihrer ganzen Länge gleiche Tiefe besitzt. Damit scheint zusammenzuhängen, dass diese Art, soweit ich es untersuchen konnte, später bewohnt wird als Cecropia adenopus oder C. peltata. Ich habe leider von der übereilten Excursion so wenig Material mitgebracht, dass ich eine eingehendere Untersuchung dieser, wie es scheint, auf einem niederen Niveau der Anpassung verbliebenen Art nicht auszuführen im Stande war.

10. Die Schlüsse, zu welchen wir in Bezug auf die Anpassungen der Imbaubabäume an die Ameisen gelangt sind, gewinnen dadurch noch an Sicherheit, dass wir ganz ähnliche Structurverhältnisse bei anderen, systematisch weit entfernten Ameisenpflanzen wiederfinden. Am meisten nähern sich hierin den Cecropien die schon von Belt genauer studirte Acacia sphaerocephala Central-Amerika's und das auf Borneo von Beccari entdeckte höchst merkwürdige Clerodendron fistulosum. Beide Pflanzen bieten den Ameisen Wohnung und Nahrung; letztere hat bei Acacia theilweise genau die gleiche Form, wie bei der Imbauba, während bei Clerodendron eine ganz ähnliche Bohrstelle, wie bei Cecropia, ausgebildet ist.

11. Stacheln kommen bekanntlich vielen Arten der Gattung Acacia zu. Dieselben sind meistens klein und aus sehr hartem,

dickem Gewebe gebildet, bei gewissen Arten jedoch sehr gross, hohl und dünnwandig. Dergleichen hohle Stacheln, welche bei Acacien aus den verschiedensten tropischen Weltgegenden vorkommen, sind, soweit meine Erfahrungen reichen, stets von Ameisen bewohnt. Aus der amerikanischen Flora sind mir zwei Ameisen-Acacien bekannt, A. sphaerocephala Willd. und A. spadicigera Cham. et Schlecht., beide in Mexico und Central-Amerika, erstere auch auf den grossen Antillen heimisch.

Die letztgenannte Art und nicht, wie es von einigen Forschern angenommen wird, A. sphaerocephala, scheint mir die Mimosa cornigera Jacquin's zu sein, deren Bewohner dem letzteren zu folgenden Bemerkungen Veranlassung gaben: „Quae (i. e. spinae) autem eroso ad introitum foramine conspicuntur pertusae, harum cavitas formicis innumeris praebet domicilium: quae ad levissimum arboris concussum catervatim atque cum impetu spinis egressae et ultro undique elapsae formicina quadam pluvia mactant proxime adstantem; propterea sane formidabili, quod cutem ilico adortae morsu valeant prunulae in modum ardente: cujus dolorem permanentem saepe ultra quartam horae partem tumor sequitur intra diem evanidus.“ Die Herbariumexemplare, die ich von Ac. spadicigera untersuchte, zeigten nur, dass die sehr grossen und hohlen Stacheln unter der Spitze mit einer Oeffnung versehen und offenbar von Ameisen bewohnt worden waren.

Weit besser sind wir über Ac. sphaerocephala unterrichtet, diejenige Pflanze, für welche von Belt der Gedanke der gegenseitigen Anpassung zwischen Pflanzen und Ameisen zuerst ausgesprochen wurde. Von dieser Art standen mir im botanischen Garten zu Bonn lebende Exemplare zur Verfügung, sodass ich im Stande bin, die Untersuchungen Belt's und die anatomischen Notizen Fr. Darwin's in einigen Punkten zu vervollständigen, namentlich aber die Frage, ob wir es hier, ähnlich wie bei Cecropia, thatsächlich mit einer Anpassung an Ameisen zu thun haben, einer ausführlichen und, wie ich glaube, erschöpfenden Discussion zu unterwerfen.

Dass die Ameisen dem Baum thatsächlich Schutz, und zwar, ähnlich wie bei Cecropia, in erster Linie gegen die Blattschneider gewähren, wurde erst von Th. Belt nachgewiesen: „. . . Hundreds of ants are to be seen running about, especially over the young leaves. If one of these be touched, or a branch shaken, the little ants (Pseudomyrma bicolor Guer.) swarm out from the hollow thorns and attack the aggressor with jaws and sting . . . These ants form a most efficient standing army for the plant, which prevents not only the mammalia from browsing on the leaves, but delivers it from the attacks of a much more dangerous enemy, the leaf-cutting ants . . .“ Belt zeigt im Folgenden, dass von den Schutzameisen frei bleibende Exemplare der Acacia beinahe unfehlbar von den Blattschneidern entlaubt werden.

Die Anwesenheit von Ameisen ist nach dem Vorhergehenden der Acacia sphaerocephala unzweifelhaft von grossem Nutzen; es frägt sich jedoch, ob dieselbe ihren Schutzthieren angepasst ist und in welcher Weise.

12. Als buschiger, viel verzweigter, sehr stacheliger Strauch oder kleiner Baum, mit grossen, doppelt-gefiederten Blättern und köpfchenförmigen Inflorescenzen, gleicht Acacia sphaerocephala in ihrem Gesammthabitus vielen anderen amerikanischen Arten desselben Genus. Der einzige beim ersten Blicke auffallende Unterschied ist die bedeutende Grösse und hornartige Gestalt der Stacheln, an welchen man vielleicht von vornherein den Einfluss der Ameisen erkennen wollen wird, da sie es ihrer Grösse und ihrem hohlen Innern allein zu verdanken haben, dass sie von den Schutzthierchen bewohnt werden. Ich wüsste indessen keinen ganz stichhaltigen Grund für diese Annahme anzuführen. Für dieselbe spricht indessen entschieden der Umstand, dass die Stacheln von Acacia sphaerocephala bei grösserem Aufwand von Material eine schwächere Schutzwaffe darstellen, als kleinere, aber solide Stacheln, um so mehr, als ihre sehr dünne Wand, mit Ausnahme der

Spitze, länger weich bleibt, als bei gewöhnlichen Stacheln. Die Eintrittsöffnung wird von den Ameisen beinahe stets in der Nähe der Spitze gebohrt, obwohl diese Stelle nicht, wie bei Cecropia, vorgezeichnet ist. Die ganze Wand besteht vielmehr gleichmässig aus schief durcheinander geflochtenen, faserförmigen Zellen, welche nach aussen vorwiegend nahezu quer, nach innen mehr senkrecht verlaufen. Die Lage der Oeffnung wird offenbar durch die häuslichen Einrichtungen der Ameisen bestimmt. (Taf. III, Fig. 2.)

13. Aehnlich wie bei Cecropia finden die Ameisen der Acacia sphaerocephala auf ihrer Wirthspflanze nicht blos eine Wohnung, sondern auch Nahrung, letztere hier in Form von Zucker und Eiweissstoffen.

Der Zucker wird in napfförmigen extranuptialen Nektarien secernirt, die sich in Ein- oder Mehrzahl auf der Rhachis befinden. Die extranuptialen Nektarien überhaupt bilden den Gegenstand des letzten Kapitels dieser Arbeit, in welchem die Frage, ob dieselben als Lockmittel für Ameisen aufzufassen sind, des näheren discutirt ist.

Die eiweissartigen Stoffe befinden sich in eigenthümlichen, an der Spitze der Blättchen befindlichen Gebilden, welche in jeder Hinsicht die grösste Aehnlichkeit mit den Müller'schen Körperchen von Cecropia besitzen und hier Belt'sche Körperchen genannt werden sollen. Dieselben sind von Fr. Darwin näher untersucht und ihre Homologie mit den Drüsen auf den Zähnen vieler Blätter erkannt worden; sie besitzen ungefähr gleiche Grösse, wie die Müller'schen Körperchen, birnförmige Gestalt, orange-gelbe Farbe und fallen, wie jene, im reifen Zustand bei der leisesten Berührung ab. Sie kommen, mit vereinzelten Ausnahmen, nicht an den oberen Enden der Blattsegmente vor, sondern höchstens bis zum obersten Drittel, dagegen ist oft das Endblättchen nur durch eine solche Drüse vertreten.

Aeltere Blätter entbehren der gelben Drüsen gänzlich, indem dieselben schliesslich von selbst abfallen. (Taf. III, Fig. 3 u. 4.)

Die mikroskopische Untersuchung der orange-gelben Drüsen zeigt, dass dieselben im Gegensatz zu Cecropia, in etwa $^3/_4$ ihrer Länge von einem Gefässbündel durchzogen sind. Eine Spaltöffnung ist nicht vorhanden, die obersten Zellen ragen papillös vor. Der Hauptsache nach bestehen die Belt'schen Körperchen aus einem zartwandigen Parenchym, das mit Proteïnstoffen und fettem Oel gefüllt ist; erstere bilden Körnchen oder Tröpfchen von weit geringerer Grösse, als bei den ähnlichen Gebilden der Cecropien, letzteres scheint, ähnlich wie bei diesen, in sehr feiner Vertheilung dem Protoplasma eingebettet zu sein, aus welchem es sich bei Anwesenheit von Wasser, Glycerin etc. in Form grösserer Tropfen ausscheidet. Die Reactionen der Proteïnstoffe sind ganz ähnlich, wie bei Cecropia; namentlich schön gelingt diejenige mit dem Millon'schen Reagens, welches eine prächtig rothe Farbung hervorruft.

Die morphologische Bedeutung der Belt'schen Körperchen kann, wie es auch bereits Fr. D a r w i n erkannte, keinem Zweifel unterliegen; wir haben es mit Drüsen zu thun, ähnlich denjenigen, die an den Blattzähnen so vieler Pflanzen vorkommen. Ob dieselben in der Jugend Schleim oder Harz secerniren, konnte ich nicht feststellen; es ist möglich, dass sie, wie bei Cecropia, diese Fähigkeit ganz eingebüsst haben. In einem wesentlichen Punkte weichen die Belt'schen Körperchen von gewöhnlichen Blattdrüsen ab; während letztere, schon bei ganz jungen Blättern, einschrumpfen und vertrocknen, nehmen die „Drüsen" von Acacia an Grösse zu, noch lange nachdem sie die secernirende Thätigkeit, welche ihnen, wenn überhaupt, nur in der Knospe zukommt, beendigt haben; sie füllen sich mit Proteïnstoffen und fettem Oel und fallen, im Gegensatz zu gewöhnlichen Blattdrüsen, mit unversehrtem Inhalt ab. E i n e ä h n l i c h e E r s c h e i n u n g k o m m t a u s s e r d e m n u r n o c h b e i d e n e b e n f a l l s v o n A m e i s e n b e w o h n t e n A r t e n v o n C e c r o p i a, e i n e r G a t t u n g v o n g a n z a n d e r e r V e r-

wandtschaft, vor; diese Analogie ist ein so zwingender Beweis für die biologische Bedeutung dieser Gebilde, wie er auf dem Gebiete der Anpassungslehre, wo ja exakte Beweisführung ganz ausgeschlossen ist, überhaupt geliefert werden kann.

Wir können demnach die Belt'schen Körperchen als unzweifelhafte Anpassung an Ameisenschutz betrachten, während ein Einfluss des letzteren auf die Ausbildung der Stacheln nur wahrscheinlich ist.

14. Das von Beccari entdeckte und in seinem berühmten Werke „Malesia" (II, p. 48) genauer beschriebene und abgebildete Clerodendron fistulosum gehört zwar nicht zu den Bürgern der tropisch-amerikanischen Flora. Eine kurze Besprechung dieser hochinteressanten Art erscheint jedoch, wegen der schon erwähnten Analogie mit Cecropia, geboten.

Clerodendron fistulosum Becc. stellt einen ca. 1 m hohen, unverzweigten Halbstrauch dar, mit grossen, zarten, gegenständigen Blättern. Der Stamm besteht aus hohlen, angeschwollenen Internodien, die durch dünnere, solide Knoten verbunden sind und zahlreichen Ameisen (Colobopsis Clerodendri Emery) als Wohnstätte dienen. Die Höhlung ist ebenso wenig, wie in den bisher besprochenen Fällen, als Anpassung an die dieselbe bewohnenden Thiere aufzufassen; ob die merkwürdige Gestalt derselben irgendwie mit der Symbiose in Zusammenhang steht, muss ich indessen dahingestellt lassen. Ganz anders verhält es sich mit den beiden bereits von Beccari erwähnten, scharf umschriebenen, durch geringen Glanz ausgezeichneten, rundlichen Stellen, die sich am oberen Ende des Internodium, dicht unterhalb der Blätter, auf kurzen, hornartigen Fortsätzen befinden. Diese Stellen sind es, welche stets von Ameisen durchbohrt[1]) werden und die mikroskopische Unter-

1) Ich kann die Hypothese Beccari's, dass die Oeffnungen spontan entstehen, auf Grund meiner Untersuchungen nicht bestätigen.

suchung zeigt uns, dass ganz ähnlich, wie bei Cecropia, an den erwähnten Stellen die Gewebe nur aus dünnwandigem Parenchym bestehen, während beiderseits und unterhalb derselben Gefässbündel mit dickwandigen Elementen verlaufen; zudem ist an den Bohrstellen die Wand des Hohlcylinders weit dünner als anderswo. Diese eigenthümliche Differenzirung dürfte kaum anders als durch Anpassung an Ameisen zu erklären sein. Während wir aber bei Cecropia in dem Druck der Knospe die erste Veranlassung zur Bildung der Bohrstelle erkannten, ist uns hier die Ursache der constanten Lage der letzteren vorläufig unklar; dieser Punkt könnte nur auf Grund der Entwickelungsgeschichte, für welche es mir an Material fehlte, gelöst werden.

Erwähnt sei noch, dass, wie es auch Beccari hervorhebt, die Blätter an der Unterseite, längs der Mittelrippen, unzählige Nektarien tragen.

Direkte Beobachtungen über die Bedeutung der Ameisen für die Pflanze liegen zwar nicht vor; es wäre aber, glaube ich, die Vorsicht etwas zu weit geführt, wenn man in den letzteren nicht, ähnlich wie es für Cecropia und Acacia sphaerocephala nachgewiesen wurde, ein Schutzmittel gegen die Angriffe der Thiere ansehen wollte. In Bezug auf diese Art glaube ich mich ohne Bedenken der Auffassung Beccari's anschliessen zu dürfen

15. Die Umgebung des kleinen Ortes Beberibe (Prov. Pernambuco) ist in weiter Ausdehnung mit Capoeira bedeckt, bestehend aus lockerem, niederem Buschwerk, über welchem sich einzelne grössere Straucher und Baume erheben; dort fand ich auf einer leider sehr übereilten Excursion (Dezember 1886) mehrere Exemplare der von Beccari (p. 283) zuerst als Ameisenpflanze angesprochenen Cordia nodosa Lam. Es war mir leider, aus Mangel an Zeit, nicht möglich, irgend welche Beobachtungen über die Bedeutung der Ameisen für diese Pflanze anzustellen, und auch Dr. Schenck,

der dieselbe später wiederfand, hat sich damit nicht beschäftigen können, so dass ich hier nur ein Bruchstück der zu lösenden Aufgabe liefern kann.

Cordia nodosa stellt an den dürren, sonnigen Stellen, wo ich sie beobachtete, einen kleinen Strauch dar; sie erreicht jedoch, wie mir Dr. Schenck mittheilt, im Wald weit grössere Dimensionen. Die sehr grossen und, wie die Stengel, mit sehr langen, rothen Borstenhaaren versehenen Blätter sind theils gegenständig, theils alternirend, theils zu viergliedrigen Scheinwirteln vereinigt, auf deren Morphologie nachher eingegangen werden soll. Aus den Scheinwirteln, und nur aus diesen, entwickeln sich die vegetativen und die fertilen Seitenachsen; da diese in Mehrzahl vorhanden, bildet das ganze eine Art Strauss, der der Pflanze ein sehr merkwürdiges Aussehen verleiht. Die Axe ist dicht unterhalb der Scheinwirtel stets stark verdickt und kantig, und häufig, aber nicht immer, mit einer länglichen, blasenartigen Anschwellung versehen, die nach oben in einen Blattstiel übergeht. (Taf. III, Fig. 5.)

Die blasenartigen Anschwellungen sind hohl und in ihrem Innern von winzigen Ameisen bewohnt, deren Verkehr mit der Aussenwelt durch eine kleine, zwischen Blattern und Aesten verborgene Oeffnung, am Ende der Blase, geschieht. Letztere wird erst bewohnt, nachdem sie ihre definitive Grösse erreicht hat, und umfasst dann etwa $1^1/_2$—2 cm Inhalt. (Fig. 6.)

Die Blase ist an ihrer freien Seite sehr dünnwandig, aussen von langen, borstigen, braun-rothen Haaren dicht besetzt, innen ebenfalls mit solchen versehen, jedoch von geringerer Länge. Die Innenwand bewohnter Blasen trägt nur noch geringe Ueberreste der Haare und ist von einer dunkelbraunen, erdigen Kruste überzogen, die in nicht genauer untersuchter Weise von den Ameisen erzeugt wird. Die Axe ist an der Stelle, welcher die Blase aufsitzt, abgeplattet und concav. (Taf. III, Fig. 6, 7.)

Die convexe Aussenwand der Blase bietet in ihrem anatomischen Bau nichts Bemerkenswerthes. Sie besteht wesentlich aus einem

lückenlosen, parenchymatischen Grundgewebe, das von einer einfachen Reihe von Gefässbündeln durchzogen ist. Letztere sind an der Aussenseite von je einem Faserbündel begleitet und in verholztem Parenchym eingebettet, sodass die Wand, trotz ihrer geringen Dicke, bedeutende Festigkeit besitzt. Die Epidermis ist an der Innenseite grosszelliger als an der Aussenseite, beiderseits mit Cuticula versehen und trägt ausser den schon erwähnten Borsten zahlreiche kleine Drüsenhaare, die in bewohnten Blasen abgestorben und zum grösseren Theile zerstört sind. Spaltöffnungen sind an der Aussenseite in grosser Zahl vorhanden, fehlen dagegen an der Innenseite gänzlich.

Der innere Bau des Axengebildes, welchem die Blase seitlich angewachsen ist, ist dadurch merkwürdig, dass der Centralcylinder, bei sonst normaler Anordnung seiner Elemente, stark abgeplattet ist. Nach oben zu spaltet sich derselbe in drei Cylinder von normaler Gestalt, welche in die Aeste übergehen. Dieses Verhalten, sowie der sonstige anatomische Bau und die Reliefverhältnisse der Oberfläche haben mich zu folgender Auffassung der morphologischen Natur der von Blättern und Aesten gebildeten Knäuel, welche der Pflanze ein so merkwürdiges Aussehen verleihen, geführt. (Taf. III, Fig. 8.) Das stets stark verdickte Axengebilde, aus welchem die viergliederigen Scheinwirtel entspringen, besteht aus mehreren verwachsenen Blattstielen und Aesten. Dasjenige Blatt, welches oberhalb der Blase liegt, wenn eine solche vorhanden, und das wir als *A* bezeichnen wollen, ist das unterste; oberhalb desselben trägt die Hauptaxe zwei gegenständige Blätter, *B* und *B'*, die in ihren Axeln die Seitenäste β und β' erzeugen; die Blattstiele *A*, *B* und *B'* sind mit β, β' und der Hauptaxe völlig verwachsen und bilden das verdickte, kantige Gebilde; das vierte Blatt des Scheinwirtels, *D*, entsteht am Gipfel des letzteren aus der Hauptaxe. Die Axengebilde, die sich oberhalb des Scheinwirtels erheben, sind die Hauptaxe und die vielfach Inflorescenzen darstellenden Seitenaxen β, β' und δ, letztere in der Axel von *D* entstanden.

Die Verwachsungsverhältnisse sind die gleichen, ob eine Blase vorhanden ist oder nicht. Letztere kommt durch scheidenförmige Ausbildung der Stielbasis des Blattes *A* zu Stande und scheint an Scheinwirteln, die mit Inflorescenzen versehen sind, nie zu fehlen; wahrscheinlich wird sie nur da gebildet, wo solche vorhanden, indessen ist diese Frage noch an reichlicherem Material zu prüfen. Jedenfalls besteht zwischen der Bildung der Blase und derjenigen der Inflorescenzen ein bestimmter Zusammenhang. Die Scheide ist, mit Ausnahme der kleinen Oeffnung an der Spitze, die den Ameisen als Thüre dient, aber nicht von denselben herrührt, dem Stengel ganz angewachsen.

Während längerer Zeit fortgesetzte Beobachtungen an Ort und Stelle würden allein die Frage, ob wir es in den Blasen mit einer Anpassung an Ameisen zu thun haben oder nicht, endgültig zu beantworten gestatten. Folgende Gründe scheinen mir für die erstere Auffassung zu sprechen. Erstens war es mir unmöglich, für dieselbe eine andere Rolle ausfindig zu machen. Sie ist nicht, wie die Höhlung im Stamme von Cecropia und Triplaris, auf mechanische Prinzipien zurückzuführen, sie entsteht nicht durch Zerstörung abgestorbener Gewebe, sie dient weder zum Insektenfang, noch zum Aufspeichern von Wasser. Dafür, dass wir es mit einer Anpassung an Ameisen zu thun haben, spricht ausser dem constanten Vorhandensein dieser Thiere und der Analogie mit Cecropia, namentlich der sonst ganz räthselhafte Zusammenhang mit den Inflorescenzen. Wir werden nämlich später sehen, dass die höchst wahrscheinlich auf den Einfluss der Ameisen zurückzuführenden extranuptialen Nektarien ebenfalls vorwiegend in der Nähe der Blüthen ausgebildet sind, was allem Anschein nach den Schutz der letzteren gegen andere Thiere bezweckt. Die ziemlich grossen und zarten Blüthen bilden bei Cordia nodosa kurz gestielte Inflorescenzen dicht oberhalb der von Ameisen bewohnten Höhlung, sodass aufkriechende Thiere kaum unbemerkt zu denselben gelangen können.

Ich bedaure in hohem Grade, nicht im Stande gewesen zu

sein, diesen Verhaltnissen an Ort und Stelle eine eingehendere Untersuchung zu widmen; ich habe keine Stöcke ohne Ameisen gefunden, sodass mir nicht, wie bei Cecropia, die Bedeutung der letzteren ohne Weiteres ersichtlich werden konnte. Zudem waren die Blüthen, auf deren Schutz es hauptsächlich, vielleicht allein, anzukommen scheint, noch nicht geöffnet. Dass die Blätter von den Ameisen grossen Nutzen ziehen, ist mir nicht wahrscheinlich, indem sie zum grossen Theile leicht unbemerkt erreicht werden können und thatsächlich arg zerfressen waren, ohne dass es mir möglich gewesen wäre, den Missethäter zu entdecken.

Andere Ameisen beherbergende Cordia-Arten habe ich nicht gesehen. Nach Beccari schliessen sich an Cordia nodosa in dieser Hinsicht C. miranda D. C., C. hispidissima D. C. und C. Gerascanthos an. Letztere Art ist dadurch besonders interessant, dass die Oeffnung am oberen Ende der Blase fehlt, sodass die Ameisen durch Bohrlöcher in dieselbe gelangen.

Ausser den im Vorhergehenden beschriebenen besitzt die Flora des tropischen Amerika, speciell in der Nähe des Aequator, noch mehrere andere ameisenführende Pflanzen. Besonders merkwürdig sind zahlreiche Melastomaceen aus den Gattungen Tococa, Myrmedone, Majeta, Microphyscia und Calophyscia, deren Blätter an der Basis mit einer mehr oder weniger grossen Blase versehen sind, die stets Ameisen als Gehause dient; die Blasen bestehen aus zwei Kammern, die an der Unterseite des Blattes, dicht an der Mittelrippe, mit je einer kleinen Oeffnung versehen sind. Diese Melastomaceen sind beinahe ausschliesslich Bewohner des nördlichen Brasilien und Guiana; neuerdings hat mir jedoch Herr Dr. Schwacke in Rio ein Blatt einer hierher gehörigen Melastomacee mit sehr kleinen, von Ameisen bewohnten Blasen geschickt, die von Herrn Glaziou in der Nähe von Novo Friburgo (Prov. Rio de Janeiro) gesammelt worden war.

Ich muss auf eine eingehendere Besprechung der Ameisen beherbergenden Melastomaceen an dieser Stelle verzichten, da ich

nicht im Stande sein würde, die Angaben früherer Autoren in wesentlichen Punkten zu vervollständigen; es sei daher nur auf die Werke von Martius, Aublet, Belt, Beccari (p. 234), Huth (2) hingewiesen. Es wird mir hoffentlich möglich sein, diese Lücke später auszufüllen.

Ganz ähnliche hohle, von Ameisen bewohnte Blasen, wie bei den Melastomaceen, kommen auch bei einigen brasilianischen Arten der Gattung Hirtella (Chrysobalaneae), wie mir Dr. Beccari mittheilte, vor; näheres darüber ist mir nicht bekannt.

Endlich sei noch auf die Gentianacee Tachia guianensis Aubl. verwiesen, deren Stamm und Aeste hohl und von Ameisen bewohnt sind. (Vgl. darüber auch Huth, 2, p. 13.) Diese Pflanze ist mir ebenfalls vollständig unbekannt.

III.

Ueber Vorkommen und Bedeutung der extranuptialen Nektarien.

Bekanntlich secerniren die Blattläuse eine zuckerreiche Flüssigkeit, welche ein Hauptnahrungsmittel der Ameisen bildet, die, um sich dasselbe zu sichern, mit den trägen Thierchen eine Art von Viehzucht treiben und dieselben in wirksamer Weise gegen äussere Gefahren schützen. Der süsse Saft wird durch nektarienartige Organe, die sogenannten Saftröhren, ausgeschieden, welche höchst wahrscheinlich von den Blattläusen als Lockmittel für die schützenden Ameisen erworben worden sind.

Ein ganz ähnliches Verhältniss, wie zwischen Ameisen und Blattläusen, würde nach Belt und Delpino, welchen sich andere Forscher angeschlossen haben, auch zwischen Ameisen und vielen Pflanzen bestehen. Die extranuptialen Nektarien würden für die Pflanzen die gleiche biologische Bedeutung haben, wie die Saftröhren für die Aphiden; sie wären also im Kampfe ums Dasein entstanden, um Ameisen als Beschützer gegen die Angriffe der verschiedensten Thiere anzulocken. Es ist allgemein bekannt, dass sehr verschiedenartige Pflanzen ganz gleichartige Anpassungen aufweisen können; es wäre dieses aber der einzige bekannte Fall einer gleichartigen Anpassung bei Thieren und bei Pflanzen, und schon dieser Umstand verleiht der Frage nach der Bedeutung der extranuptialen Nektarien besonderes Interesse.

Bevor wir die jedenfalls sehr verlockende Belt-Delpino'sche Hypothese einer eingehenden Prüfung unterwerfen, müssen wir die anderen Deutungen, welche die extranuptialen Nektarien erfahren haben, einer kurzen Besprechung unterwerfen.

Kerner sieht zwar in den extranuptialen Nektarien Lockmittel für Ameisen; nach ihm würden sie aber dazu dienen, letztere zu verhindern, den Blüthennektar auszuplündern. Die Ameisen würden auf ihrem Wege so viel Gelegenheit haben, sich mit Zucker zu versehen, dass sie die Blüthen gar nicht erreichen würden (p. 56). Die Unhaltbarkeit dieser sonderbaren Hypothese, die kaum einer Discussion werth war, ist schon von Delpino (4. p. 26) betont worden; sie geht daraus hervor, dass extranuptiale Nektarien bei anemophilen Pflanzen (und bei Farnen) vorkommen, sowie daraus, dass die honigbergenden Blüthen in ausreichender Weise gegen solche Angriffe geschützt sind. Der zwingendste Beweis ist aber, dass bei vielen Pflanzen mit extranuptialen Nektarien, wie Melampyrum, Tecoma, Passiflora etc., die Ameisen keineswegs durch dieselben abgehalten werden, da sie im Gegentheil versuchen, die Blüthen anzugreifen; sie werden an ihrem Vorhaben durch die Nektarostegien verhindert, „welche die eigentlichen Organe sind, bestimmt, die Ameisen von den nuptialen Nektarien fern zu halten" (l. c.).

Ganz anderer Ansicht ist Bonnier, der in den extranuptialen Nektarien, wie in den nuptialen, blosse Reservestoffbehälter sieht. Diese Ansicht ist jedoch nicht haltbar, da der von den extranuptialen Nektarien gebildete Zucker derart von den Insekten ausgebeutet und vom Regen abgewaschen wird, dass kaum Spuren des vermeintlichen Reservestoffs der Pflanze zu Gute kommen könnten. Die pflanzlichen Reservestoffbehälter sind im Gegentheil stets gegen schädliche Einflüsse in wirksamster Weise geschützt.

Was endlich die nur ganz beiläufig ausgesprochene Hypothese Johow's (p. 18), dass die extranuptialen Nektarien und andere Drüsen zur Aufnahme von bei den Bewegungen der Blätter er-

zeugten Excreten dienen dürften, so erklärt uns dieselbe nicht die Ausscheidung des Zuckers und ist auch deshalb nicht haltbar, weil die Nektarien sich vielfach besonders gross und zahlreich an Bracteen befinden, die gar keine Bewegungen ausführen. Wir werden übrigens später noch sehen, dass die Nektarien mit den Bewegungen der Blätter thatsächlich nichts zu thun haben.

Es ist demnach nur die zuerst von Belt und Delpino ausgesprochene Ansicht, dass die extranuptialen Nektarien eine Anpassung an Schutzameisen darstellen, einer ernsten Nachprüfung werth. Die genannten Autoren, sowie Fr. Müller, Beccari und Lundström haben eine Anzahl werthvoller Daten zu Gunsten ihrer Ansicht ins Feld geführt und doch ist dieselbe noch bloss als eine vorläufige Hypothese zu betrachten.

Der Nachweis, dass wir es in den extranuptialen Nektarien mit einer Anpassung an Schutzameisen zu thun haben, wird erst dann als geliefert betrachtet werden können, wenn es gelingt, festzustellen:

1) Dass der Ameisenbesuch den Pflanzen mit extranuptialen Nektarien einen solchen Schutz gewährt, dass bei Ausbleiben desselben eine weit grössere Anzahl Stöcke zu Grunde gehen oder in ihrer Blüthen- und Samenbildung beeinträchtigt werden, als bei Anwesenheit solcher.

2) Dass die extranuptialen Nektarien nicht eine andere Function in der Pflanze verrichten und als für dieselbe entstanden zu betrachten sind.

Aus Lage und Structur der extranuptialen Nektarien ohne weiteres auf ihre biologische Bedeutung schliessen zu wollen, ist unstatthaft, da derartige Deutungen zu keinem sicheren Resultat führen können; letzteres ist nur auf experimentellem Wege erreichbar.

Sind die beiden Hauptfragen im Sinne der Delpino-Belt'schen Ansicht beantwortet und hiermit die Bedeutung der extra-

nuptiale Nektarien festgestellt, dann werden wir uns mit der Frage befassen können, in wiefern Lage, Gestalt und Farbe der letzteren mit ihrer Rolle in Zusammenhang stehen.

Was die Literatur uns bietet, kann noch lange nicht als endgültige Beantwortung der Hauptfragen betrachtet werden. Belt, Delpino, Beccari, Fritz Müller und Lundström haben wohl werthvolles, wenn auch nicht definitives Material zur Lösung der ersten derselben geliefert; die zweite, nicht minder wichtige dagegen ist von den genannten Autoren nicht berücksichtigt worden.

Ich habe mich bemüht, der Lösung der einschlägigen Fragen soweit als möglich auf experimentellem Wege näher zu kommen; die folgenden Paragraphen enthalten die Resultate meiner, in Folge der Kürze meines Aufenthaltes in Brasilien leider unvollständig gebliebenen Beobachtungen.

2. Die Frage, ob die durch extranuptiale Nektarien angelockten Ameisen den Pflanzen einen wirklich wirksamen Schutz gewähren, hat schon Belt beschäftigt, ohne ihn zu einer experimentellen Untersuchung anzuregen; er begnügt sich mit der Angabe, dass die Drüsen einer Passiflora von kleinen, schwarzen Ameisen eifrig besucht waren, und glaubt, dass die Pflanze dadurch vor den Angriffen der Blattschneider, die sich vor den kleinen Ameisen nachweisbar fürchteten, geschützt war.

Die erste auf unsere Frage bezügliche direkte Beobachtung rührt wohl von Fritz Müller her. Derselbe sah eine Schaar Blattschneider (Atta hystrix), welche an den grossen Blumenblättern einer Luffa ihr Zerstörungswerk begonnen hatten, bei der Ankunft kleiner Ameisen (Cremastogaster) auf den Nektarien der Deckblätter sofort und ohne Kampf die Flucht nehmen [1]).

1) Kosmos, Bd. VIII, S. 110. Diese Beobachtung ist auch dadurch von besonderem Interesse, dass sie zeigt, wie sogar ganz winzige Ameisen im Stande sind, den doch mit hartem Hautpanzer ausgerüsteten grossen Blattschneidern, Schrecken einzuflössen.

Wichtige Beobachtungen wurden von Beccari (p. 41) an Rosa Banksiae angestellt. Diese Art oder Form ist die einzige im ganzen Genus, die mit extranuptialen Nektarien versehen ist, und scheint auch die einzige zu sein, welche von den gefrässigen Larven der Hylotoma Rosae beinahe stets frei bleibt. Dass diese Immunität mit der Anwesenheit der Nektarien in Zusammenhang steht, geht beinahe mit Sicherheit daraus hervor, dass von Beccari auf Banksia-Blätter gelegte Hylotoma-Larven von den honigsuchenden Ameisen getödtet wurden.

Interessant ist endlich eine Angabe Lundström's über den Schutz, der Populus Tremula durch Ameisen gewährt wird. Die zwei oder drei ersten Frühlingsblätter eines jeden Zweiges sind an ihrer Basis mit Nektarien versehen, welche Ameisen in grosser Menge herbeilocken: „Bei Christineberg, nahe an Hudiksvall, grub man vor einigen Jahren den Boden in einem Theil einer Espenallee um, wodurch die da wohnenden Ameisen beunruhigt und vertrieben wurden. Ich konnte da wahrnehmen (1884), wie die Blätter an allen Bäumen in diesem Theil der Allee schon frühzeitig von Insekten gänzlich zerstört waren, während die Bäume in dem übrigen Theile der Allee beinahe unbeschädigt und von Ameisen bevölkert waren."

Hiermit sind die in der Literatur enthaltenen thatsächlichen Beobachtungen über die Bedeutung der extranuptialen Nektarien als Lockmittel für Schutzameisen bereits erschöpft: man sieht, wie wenig wir noch berechtigt sind, diesen Organen eine allgemeine Wichtigkeit in dieser Hinsicht zuzuschreiben, geschweige denn als zu diesem Zwecke entstanden zu betrachten.

Noch mehr werden wir zur Vorsicht gemahnt, wenn wir in Betracht ziehen, dass, wie es Huth richtig hervorhebt, der Besuch der extranuptialen Nektarien durch Ameisen nur für eine geringe Anzahl von Fällen direkt beobachtet worden ist. Dass man sich in dieser Hinsicht voreiliger Analogieschlüsse enthalten muss, geht aus einigen gleich mitzutheilenden Beobachtungen hervor.

Um die erste Hauptfrage beantworten zu können, musste ich zunächst festzustellen versuchen, ob die extranuptialen Nektarien der Pflanze, die ich täglich beobachten konnte, auch regelmässig und in grösserer Menge Ameisen anlockten. Meine diesbezüglichen Beobachtungen ergaben grosse Unterschiede zwischen den einzelnen Arten.

Ein ausserordentlich reger Ameisenbesuch wurde beinahe stets bei Cassia neglecta festgestellt, die auch im botanischen Garten zu Bonn, wo ich sie eingeführt, die gleiche Eigenthümlichkeit zeigt; ganz von Ameisen bedeckt war auch eine Cassia mit purpurnen Nektarien, die ich am Fusse der Serra do Picú (Prov. Rio de Janeiro) in grosser Menge traf. Daran schliesst sich, was die Menge der Ameisen betrifft, Clerodendron fragrans an, das als Unkraut massenhaft bei Blumenau wächst, und eine in der Nähe von Itajahy sehr gemeine Triumfetta. Bei den genannten Pflanzen waren Stöcke ohne Ameisen die Ausnahme, die Thiere liefen emsig auf den Zweigen der Cassien und sammelten sich oft zu mehreren an einem und demselben Nektarium, während bei Clerodendron und Triumfetta die dichten Inflorescenzen, deren Hochblätter mit grossen Nektarien versehen sind, von denselben wimmelten.

Ein reichlicher und, soweit ich ihn längere Zeit beobachten konnte, regelmässiger Ameisenbesuch wurde ferner beobachtet bei der in der Nähe von Blumenau gemeinen Alchornea Iricurana und bei einer anderen Art derselben Gattung, die bei Iguape (Prov. S.-Paulo) reichlich wuchs, bei einem in der Nähe meines Hauses viel wachsenden Citharexylum, bei einem Croton [1]) mit trompetenförmigen, roth-braunen Nektarien, das ausgedehnte Gebüsche auf der Höhe der Serra do Mar (Prov. Sta Catharina) bildet, bei einem in der Capoeira bei Blumenau häufigen Zanthoxylum und bei den an Wegrändern so häufigen Passiflora alata und P. edulis. Weniger häufig sah ich

1) Sehr ähnlich dem bei Rio de Janeiro wachsenden C. polystachyus.

die Ameisen auf einer Erythrina, die bei Blumenau wohl nur verwildert vorkommt, einer sehr häufigen Triumfetta, die ich nie mit Blüthen beobachtete, bei den Convolvulaceen, Cucurbitaceen, Mimosaceen, Bignoniaceen, Malvaceen, für welche ich, da sie nicht so nahe bei mir wuchsen, nur spärliche Beobachtungen besitze; bei allen habe ich aber Ameisen thatsächlich gesehen.

Nach brieflichen Mittheilungen, beobachtete Dr. Fritz Müller emsigen Ameisenbesuch (Cremastogaster und Cryptocerus) bei Bunchosia Gaudichaudiana, und zwar an den Drüsen, die an der Unterseite der Laubblätter zerstreut liegen, und an denjenigen grösseren (den umgewandelten Deckblättern), die einzeln neben jeder Blüthe des traubigen Blüthenstands stehen; dagegen blieben die hier, wie bei den übrigen Malpighiaceen vorhandenen Kelchdrüsen von den Ameisen ganz unberührt, während sie von Bienen abgenagt wurden. Dabei bemerkt Dr. Fritz Müller: „Delpino irrt, wenigstens soweit meine Erfahrung reicht, wenn er die Wülste am Kelche der Malpighiaceen zu den schützende Ameisen anlockenden Honigdrüsen rechnet; ich sah sie nie von Ameisen besucht, sie werden vielmehr von den die Bestäubung vermittelnden Bienen (Arten von Tetrapedia und Epicharis) benagt; freien Honig scheiden sie nicht aus." Auf meinen Wunsch theilt mir derselbe Gelehrte einige Beobachtungen über Ameisenbesuche bei Orchideen mit: „An einem jungen Triebe, den sie (d. h. Cattleya guttata) machte, sah ich, dass die denselben umhüllenden spreitelosen Niederblätter, unter der Spitze auf der Unterseite, eine ansehnliche und fleissig von Ameisen besuchte Honigdrüse haben, ebenso, in ihrer Jugend, die beiden Blätter; an alten Blättern ist davon kaum noch etwas zu sehen. Die drei Honigdrüsen am Fruchtknoten werden nicht nur an Knospen und Blumen, sondern auch noch ziemlich lange an den jungen Früchten von Ameisen besucht. Ameisenbesuch sah ich auch an den Blumen von Brassavola und zwar nur am Grunde des unpaaren Kelchblattes, sowie an dem schönen, lieblich duftenden Epidendrum spathaceum, das eben in meinem Garten blüht. Bei

Notylia liegen die fleissig von Ameisen besuchten Honigdrüsen nicht am Fruchtknoten, sondern am Grunde der kleinen Deckblätter; auch hier dauert der Ameisenbesuch lange nach der Blüthezeit fort.“

Es ist hiermit der Ameisenbesuch für eine grosse Zahl der mit extranuptialen Nektarien versehenen Pflanzenarten Süd-Brasiliens festgestellt worden. Ueberraschend wird es daher wohl erscheinen, dass ich bei drei Arten, die ich täglich beobachtete, einen solchen nie feststellen konnte, nämlich Ricinus communis, Sapium sp. (Euphorbiaceae) und Stigmaphyllum sp. (Malpighiaceae).

Dass Ricinus von Ameisen nicht besucht wird, obwohl seine Nektarien reichlich secerniren, wurde bereits von Delpino festgestellt und die Ursache dieser Eigenthümlichkeit darin nachgegewiesen, dass die Ameisen an dem von Wachs überzogenen Stamm nicht heraufklettern können, sondern bei ihren diesbezüglichen Versuchen stets herunterfallen. Ich habe Gelegenheit gehabt, mich in Bonn von der Richtigkeit dieser letzteren Angabe zu überzeugen, konnte gleichzeitig aber auch constatiren, dass die Ameisen an dünneren Aesten, die sie etwa zur Hälfte umklammern, ohne Mühe heraufklettern, sodass sie mit Hülfe der die Pflanzen stützenden Stangen recht wohl bis zu den Nektarien gelangten. Eine grössere Ameisenart, und solche gibt es in den Tropen genug, würde wahrscheinlich im Stande sein, an Ricinus heranfzuklettern, da die Triebe bereits im zweiten Jahre eine rauhe Oberfläche besitzen und im ersten eine bedeutende Dicke meist noch nicht erreichen. Bei einer anderen Art oder Varietät des botanischen Gartens zu Bonn, deren Stamm zwar glatt, aber nicht mit Wachs überzogen war, gingen zahlreiche Ameisen fortwährend emsig auf und ab.

Auf den Fall von Ricinus kann ich ein grösseres Gewicht nicht legen, denn abgesehen davon, dass derselbe von grösseren Ameisen besucht werden dürfte, und davon, dass der Wunderbaum mit Wachsüberzug erst in neuerer Zeit als Spielart von einem solchen ohne Wachs entstanden sein könnte, wird man zu definitiven Schlüssen nur in der Heimath der Pflanze gelangen können.

Bei dem erwähnten Stigmaphyllum secerniren die Drüsen gar nichts und sind daher, trotz ihrer unzweifelhaften Homologie mit solchen, nicht zu den Nektarien zu rechnen; wozu sie der Pflanze dienen, ist mir vollkommen unklar geblieben.

Unbegreiflich ist mir dagegen das Ausbleiben des Ameisenbesuches bei dem erwähnten Sapium; die Drüsen secerniren ziemlich reichlich und werden wohl von den Ameisen erreicht werden können, da der Stamm zwar glatt, aber nicht, wie derjenige von Ricinus, von Wachskörnchen überzogen ist. Es ist mir leider nicht möglich gewesen, die ausgeschiedene Flüssigkeit auf ihren Zuckergehalt zu prüfen.

Eine andere unerwartete Erscheinung ähnlicher Art ist mir in der Stadt Iguape (Prov. S. Paulo) begegnet; da wuchsen durcheinander als Unkraut, zwischen den Pflastersteinen der Strassen, zwei Cassia-Arten, von welchen die eine grüne, die andere orangegelbe, kegelförmige Nektarien auf ihren Blattstielen trug; die erstere war ganz von Ameisen bedeckt, während die letztere solcher ganz entbehrte, obwohl ihre Nektarien mit grossen Tropfen versehen waren. Dieser auffallende Unterschied dürfte darauf beruhen, dass der Nektar der einen Art weit mehr Zucker als derjenige der anderen enthält; es hat mir indessen an Zeit und den nöthigen Reagentien gefehlt, um Untersuchungen darüber auszuführen. So vollständig die Cassia mit gelben Nektarien vermieden erschien, so glaube ich mich doch noch keineswegs berechtigt, anzunehmen, dass dieselbe von Ameisen nie besucht wird, denn erstens habe ich dieselbe nur flüchtig auf einer kurzen Excursion beobachtet; zweites befand sich dieselbe nicht an ihrem natürlichen Standorte, und drittens wuchs sie zusammen mit einer anderen Art desselben Genus.

Wir können aus den im Vorhergehenden mitgetheilten Beobachtungen den Schluss ziehen, dass weitaus die grosse Mehrzahl, wenn vielleicht auch nicht die Gesammtheit der südbrasilianischen Pflanzenarten mit extranuptialen Nektarien von Ameisen besucht wird. Andere

Thiere habe ich dagegen nur selten beobachtet, kleine Fliegen und winzige Käfer habe ich hie und da bei Cassia neglecta gesehen, während ich Wespen, Bienen und andere sonst nektarsuchende Insekten in Brasilien stets vermisst habe, woraus ich indessen nicht den Schluss ziehen möchte, dass sie die extranuptialen Nektarien nie ausbeuten.

Ich habe während meines leider nur achtwöchentlichen Aufenthalts in Blumenau einige Beobachtungen angestellt, welche für zwei Arten die Bedeutung der durch die extranuptialen Nektarien angelockten Ameisen als Schutzarmee gegen die Blattschneider über jeden Zweifel erheben. Leider hat es mir an Zeit gefehlt, um Versuche in grösserem Maassstabe anzustellen.

Der erste Fall, den ich zu Gesicht bekam, war folgender. In der Nähe meiner Wohnung standen nebeneinander je ein junges Exemplar der gemeinen Goyaba (Psidium Guava) und der dort sehr häufigen Cassia neglecta. Einen Tag fand ich die erstere im Besitz eines kleinen Trupps von Blattschneidern (Atta hystrix), während, wie gewöhnlich, die Cassia von zahlreichen kleinen Ameisen bedeckt war, welche die warzenförmigen Nektarien der Blattstiele leckten (Taf. III, Fig. 9). Ich bog einen Zweig der Goyaba derart, dass er eine Brücke nach der Cassia bildete, und verlor denselben nicht aus den Augen. Bald verirrten sich einige Blattschneider auf die Cassia, schlugen aber alsbald schleunigst den Rückweg ein, obwohl gerade diese Pflanze, wenn sie nicht hinreichend geschützt ist, von ihnen mit Vorliebe entlaubt wird. Einige der verirrten Blattschneider entschlüpften unversehrt auf die Goyaba, andere jedoch wurden, obwohl sie sich eiligst zurückzogen, von den schwarzen Ameisen der Cassia verfolgt und gebissen, zum Theil geradezu culbutirt. Aehnliche Händel der Atta hystrix mit nektarsuchenden Ameisen habe ich mehrmals, und zwar meist mit dem gleichen Resultat, beobachtet; der Sieg bleibt den ersteren nur dann, wenn sie in grosser Anzahl auf einmal den Strauch befallen, was allerdings

manchmal geschieht. Dann ist das Laub unrettbar verloren; die Spindeln allein bleiben übrig.

Ausser der Atta hystrix hat Cassia neglecta einen anderen, beinahe ebenso gefährlichen Feind in einem braunen Käfer, dessen Individuen häufig zu Hunderten auf dem Laub angetroffen werden. Dieser Käfer bleibt von den nektarsuchenden Ameisen ganz unbelästigt, was nach meinen Beobachtungen für alle Käfer zu gelten scheint.

Endlich sei noch hervorgehoben, dass die Cassia neglecta vom Vieh nicht berührt zu werden scheint. Mit den zahlreichen Pferden, die in der Nähe meiner Wohnung weideten, habe ich das Experiment leicht und oft machen können; auch traf ich auf allen Wiesen die genannte Pflanze stets unversehrt. Den Schluss ziehen, dass es die Ameisen sind, welche die Immunität der Cassia neglecta gegen Säugethierfrass bewirken, wäre jedoch mindestens voreilig, da ihre Blätter einen ziemlich starken und unangenehmen Geruch besitzen, der sehr wohl die Ursache ihrer Verschmähung sein dürfte.

Auch bei Alchornea Iricurana, einer strauchigen Euphorbiacee, deren denjenigen der Haselnuss ähnliche Blätter an der Basis mit rothen Nektarien versehen sind, bin ich Zeuge eines Kampfes zwischen blattschneidenden und nektarsuchenden Ameisen gewesen. Einige Individuen der ersteren Art waren an einem Blatt beschäftigt, welches sie nicht auf dem gewöhnlichen Wege, also längs des Stammes, sondern durch Vermittelung eines Grashalms erreicht hatten; sie hätten sonst an den zahlreichen, mit Nektarsaugen beschäftigten schwarzen Ameisen vorbeigehen müssen. Ich entfernte den Grashalm, um die Blattschneider zu zwingen, letzteren Weg einzuschlagen. Nach beendeter Arbeit suchten die letzteren vergeblich nach der sicheren Brücke und mussten sich schliesslich nach vielem Herumsuchen entschliessen, den gefahrvollen Weg einzuschlagen. Als sie die Stelle passirten, wo die anderen Ameisen sich befanden, wurden sie von diesen verfolgt; in schleunigster

Flucht, bei welcher sie übrigens ihre schweren Lasten nicht fallen liessen, suchten und fanden sie ihre Rettung.

Wir können demnach die Annahme, dass die von den extra-nuptialen Nektarien angelockten Ameisen den Pflanzen gegen Blattschneiderameisen einen wesentlichen Schutz gewähren, als unzweifelhaft richtig bezeichnen. Hätte es mir nicht an Zeit gefehlt, so würde ich zahlreiche Sträucher von Cassia neglecta ihrer Nektarien beraubt haben, was, wie wir nachher sehen werden, ohne jeden direkten Schaden für die Pflanze geschehen kann, um festzustellen, ob solche Exemplare viel mehr unter den Angriffen der Thiere, namentlich der Blattschneider, als unversehrt gebliebene zu leiden haben, wie es durch Fritz Müller und mich für Cecropia, durch Belt für Acacia cornigera festgestellt wurde. Aehnliche Versuche müssten in anderen Weltgegenden, namentlich in den östlichen Tropen, angestellt werden. Erst dann wird von einer definitiven Lösung der Frage die Rede sein können.

Ich sehe mich demnach zu meinem Bedauern nicht im Stande, die erste der beiden Hauptfragen, deren Lösung allein uns über die biologische Bedeutung der extrafloralen Nektarien definitiven Aufschluss geben wird, vollständig sicher zu beantworten, und hiermit gleich von vornherein genöthigt, das Geständniss zu liefern, dass meine Arbeit nicht so vollständig geworden ist, als ich es im Anfang hoffte. Immerhin dürften die in diesem Kapitel noch mitzutheilenden Thatsachen einer wissenschaftlichen Klärung des Gebiets näher führen, um so mehr, als die soeben und im vorigen Kapitel mitgetheilten fremden und eigenen Beobachtungen die grosse Bedeutung der Ameisen als Schutzthiere sehr wahrscheinlich gemacht haben.

3. Wir haben gesehen, dass die Hypothesen Bonnier's und Johow's mit den Thatsachen unvereinbar sind; es ist aber dennoch keineswegs ausgeschlossen, dass die Ausscheidung von Zucker für die Stoffwechselvorgänge in den betreffenden Pflanzen von Be-

deutung sei, wenn auch in anderer Weise, als die genannten Autoren es vermutheten.

Um sicheren Grund für die Forschung zu gewinnen, erschien es nothwendig, die Bedingungen der Nektarausscheidung durch extranuptiale Nektarien etwas näher zu studiren, da unsere diesbezüglichen Kenntnisse noch sehr unvollständig sind. Den anatomischen Bau einer erneuten Untersuchung zu unterwerfen, lag ausserhalb meiner Fragestellung; naheres darüber wird man vorzugsweise in de Bary's Vergleichender Anatomie und in der Arbeit Bonnier's, welch' letztere auch werthvolle Angaben über die Zusammensetzung des Nektars enthält, zusammengestellt finden [1]).

Durch Wilson ist der Nachweis geliefert worden, dass die Nektarien der Blüthen nur während kurzer Zeit Nektar ausscheiden und dass die Füllung derselben mit Wasser auf osmotischer Saugung beruht; ähnliche Verhältnisse wurden von ihm auch für die extranuptialen Nektarien von Prunus Laurocerasus festgestellt, bei welchem indessen die Ausscheidung osmotisch wirksamer Stoffe länger als bei Blüthen dauerte.

Gleich beim Anfang meiner Untersuchungen wurde es mir klar, dass die Zuckerausscheidung bei der grossen Mehrzahl der Blattnektarien weit länger dauern müsste, als in den Blüthen; diejenigen, welche ich in Blumenau täglich beobachtete, entbehrten meistens jeden Schutzes gegen den Regen und wurden sehr häufig durch heftige Güsse gründlich ausgewaschen, ohne dass ihre secernirende Thätigkeit dadurch irgendwie beeinflusst worden wäre.

Dass im Gegensatz zu den Blüthennektarien das Auswaschen extranuptialer Nektarien nicht nothwendig das Aufhören der Secretion bedingt, habe ich auch durch direkte Versuche bei Cassia neglecta (Taf. III, Fig. 9) festgestellt. Dank ihrer Lage an der Oberseite der Blattstiele, ihrer kegelförmigen Gestalt, ihrer ganz

1) Man vergleiche ausserdem namentlich die leider dänisch geschriebenen Arbeiten Poulsen's.

glatten Oberfläche und relativ festen Epidermis lassen sich diese Nektarien leichter auswaschen, als diejenigen von Blüthen, und zwar meist ohne jede Verletzung der secernirenden Gewebe, während eine solche bei zart gebauten Nektarien sehr leicht eintritt.

Die Auswaschungen wurden an zwei Sträuchern vorgenommen, und zwar nur an einem Theil der Nektarien, um die Wirkungen der Operation mit Sicherheit erkennen zu können; sie fanden einmal täglich statt vom 23. bezw. 25. Oktober bis zum 1. November, an welchem Tage die Zweige abgeschnitten und, da das Wetter sehr trocken war, in Ermangelung einer feuchten Kammer in die Botanisirtrommel gelegt wurden. Das nach dem Gesagten vorauszusehende Ergebniss war, dass die gewaschenen Nektarien ebenso reichlich wie die nicht gewaschenen secernirten; trocken blieben nur die wenigen, welche durch das Auswaschen gelitten und in Folge dessen eine braune Färbung angenommen hatten — eine Erscheinung, die auch vielfach in der Natur an nicht gewaschenen Nektarien eintritt.

Die Zuckerausscheidung dauert demnach bei Cassia neglecta lange fort und die intensive Reaction, die ich mit dem Nektar an in Bonn cultivirten Exemplaren mit Fehling'scher Lösung erhielt, zeigte, dass die ausgeschiedenen Tropfen sehr concentrirt sind. Dieselben hatten bei weniger feuchtem Wetter syrupartige Consistenz und sehr süssen Geschmack, und lockten sowohl an wild wachsenden als auch im Bonner Garten cultivirten Stöcken mehr Ameisen an, als bei irgend einer anderen mir bekannten Art.

Die Ausscheidung von Zucker durch die Nektarien von Cassia neglecta dürfte wohl im Mittel etwa drei Wochen dauern; sie beginnt, bevor die Blätter ihre definitive Grösse erreicht, aber erst, nachdem sie sich flach ausgebreitet haben. Sie ist im Anfang sehr schwach, erreicht ihr Maximum nach beendetem Grössenwachsthum des Blattes und schwindet, wenn letzteres beim Aelterwerden eine derbe Consistenz annimmt. Mit einer Ausnahme verhielten sich die Blätter der übrigen untersuchten Pflanzen ganz

ähnlich, nämlich Alchornea Iricurana, Aleurites triloba, Citharexylum sp., Bryonia sp., Inga sp., Paritium tiliaceum. Ein abweichendes Verhalten zeigte nur eine Triumfetta, bei welcher die Nektarausscheidung lange vor dem Auswachsen des Blatts aufhört, ohne viel früher aufzutreten, sodass jeder Zweig nur zwei oder drei secernirende Blätter gleichzeitig trägt.

Ich bedaure zwar, aus Mangel an Zeit nicht im Stande gewesen zu sein, durch direkte Beobachtung an einem und demselben Blatte die Dauer der Nektarausscheidung genau festzustellen; die Beantwortung dieser Frage ist indessen für den uns beschäftigenden Gegenstand ohne grosse Wichtigkeit. Es genügt uns zu wissen, dass dieselbe sich meist auf zwei oder drei Wochen für jedes Blatt erstrecken kann und sehr ausgiebig ist.

Die Menge des durch die Thätigkeit der extranuptialen Nektarien für den pflanzlichen Stoffwechsel verloren gehenden Zuckers ist nach dem Gesagten eine sehr erhebliche und deutet auf einen entsprechend grossen Nutzen dieser Organe hin. Letzterer könnte darin bestehen, dass gewisse Stoff- oder Kraftwechselvorgänge innerhalb des Blatts an eine Ausscheidung von Zucker gebunden sind, sodass beim Verhindern derselben Störungen a priori nicht vorauszusehender Art eintreten würden; eine derartige Hypothese wurde, wie schon erwähnt, von Johow aufgestellt.

Es schien mir nur ein Mittel zu geben, diese Frage zu beantworten, nämlich die Entfernung der Nektarien. Die ersten diesbezüglichen Versuche wurden in Blumenau an Cassia neglecta angestellt, deren kegelförmige Nektarien sich leicht mit einem scharfen Messer entfernen lassen. Die Operation wurde am 21. Oktober 1886 gleichzeitig an zahlreichen Blättern verschiedensten Alters ausgeführt; die Schnittfläche war am 23. Oktober braun und völlig trocken und blieben es bis zu meiner Abreise am 13. November. Ameisen, die sich an den Stöcken von Cassia neglecta in der Regel in grosser Anzahl befinden, liefen häufig über die Schnitt-

flächen, ohne sich an denselben aufzuhalten, während sie an unverschrten Nektarien stets eifrig beschäftigt waren. *Die Zuckerausscheidung hatte demnach ganz aufgehört, und dennoch war während der Versuchszeit kein nachtheiliger Einfluss bemerkbar.* Ungestört führten die Blätter ihre nyctitropischen und sonstigen Bewegungen fort; Stärkebildung und Stärkewanderung gingen in gleicher Weise, wie bei anderen Blättern, vor sich, und diejenigen Blätter, die zur Zeit der Operation noch klein waren und ihre secernirende Thätigkeit noch nicht begonnen hatten, wuchsen zu normaler Grösse heran. Es braucht wohl nicht daran erinnert zu werden, dass die Zeit, während welcher der Versuch ausgeführt wurde, dem Ende des Frühjahrs entspricht[1]), sodass die Pflanzen sich in üppigster Entwicklung befanden.

Aehnliche Versuche habe ich nach meiner Rückkehr an Vicia Faba und Catalpa syringaefolia ausgeführt. Bei der ersteren Pflanze wurden die Nektar secernirenden Theile der Stipulae schon an jungen Pflanzen abgeschnitten und die gleiche Operation regelmässig ausgeführt, ohne dass die Entwickelung der Pflanze irgendwie beeinträchtigt worden wäre. Bei Catalpa wurden die Nektarien, die sich in den Winkeln der stärkeren Nerven an der Unterseite der Spreite befinden, herausgeschnitten, ebenfalls ohne die Entwickelung der jungen Blätter und, soweit erkennbar, die Verrichtung ihrer Functionen irgendwie zu beeinflussen.

Es geht aus dem Vorhergehenden mit Sicherheit hervor, *dass die extranuptialen Nektarien und die Ausscheidung von Zucker zur normalen Verrichtung der Stoff- und Kraftwechselfunctionen weder nothwendig noch von nachweisbarem Nutzen sind.*

Die Richtigkeit dieses Schlusses wird noch durch folgende Thatsachen unterstützt:

1) Die Nektarien fehlen bei manchen Pflanzenarten (Citharexy-

---

1) Blumenau liegt bekanntlich auf dem 27 ° s. Br.

lum, Zanthoxylum) an einzelnen Blättern gänzlich, während sie an den übrigen vorhanden sind; ihre Zahl ist vielfach auch sehr ungleich gross. Bei Populus tremula sind nur die ersten Frühlingsblätter eines jeden Sprosses mit Nektarien versehen, während dieselben bei Catalpa der Nektarien gerade entbehren. Bei jungen Pflanzen von Cassia neglecta fehlen die Nektarien gänzlich, und das Gleiche scheint bei sehr vielen anderen Pflanzen der Fall zu sein.

2) Die Nektarien sind vielfach an den sehr reducirten Blättern der Blüthenstände am grössten oder zahlreichsten (so namentlich Cassia neglecta, Clerodendron fragrans, Aegiphila sp. etc.), obwohl die Stoffwechselvorgänge in solchen Blättern weit geringer sind als in eigentlichen Laubblättern.

Zur genaueren Charakteristik der extranuptialen Nektarien seien noch die Resultate einiger Versuche über den Ursprung ihres Zuckers und die Bedingungen der Nektarausscheidung mitgetheilt.

Von Ch. Darwin (p. 388) und Wilson wird angegeben, dass die Nektarausscheidung bei Vicia Faba vom Lichte abhängig sei. Diesbezügliche Versuche habe ich in Blumenau an Cassia neglecta angestellt. Einige Blatter wurden durch Umhüllung mit schwarzem Stoffe dem Lichteinfluss entzogen, wahrend bei anderen die Nektarien allein verdunkelt wurden. Vor dem Versuche wurden sämmtliche Nektarien sorgfaltig ausgewaschen, um den Einfluss osmotischer Saugung, der übrigens nach einigen Beobachtungen bei dieser Pflanze gar nicht in Betracht zu kommen scheint, auszuschliessen.

Die Verdunkelung am Strauche dauerte 24, 48, 72, 96 und 120 Stunden; nachher wurden die abgeschnittenen Zweige, um möglichst reichliche Ausscheidung zu veranlassen, auf 24 Stunden in die Botanisirtrommel gelegt. Das Ergebniss war, dass die Nektarien der 24 Stunden am Strauche verdunkelt gewesenen Blätter ebenso reichlich, wie unter normalen Verhältnissen, ausschieden, während 48-stündige und längere Verdunkelung gänzliches Aufhören

der Secretion bedingten. Dagegen zeigten diejenigen Nektarien, welche ohne das zugehörige Blatt verdunkelt gewesen waren, auch nach 120-stündiger Verdunkelung keine Veränderung ihrer Thätigkeit.

Diese Beobachtungen deuteten darauf hin, dass der von den Nektarien secernirte Zucker ein Produkt der Assimilation des zugehörigen Blatts sein würde, wie es ja von vornherein als sehr wahrscheinlich anzunehmen war. Die Richtigkeit dieser Annahme wurde ferner dadurch erwiesen, dass in kohlensäurefreier Luft ein allmähliches Abnehmen und schliesslich (nach etwa 40—50 Stunden) gänzliches Schwinden der Secretion stattfindet [1]). Es geht demnach ein Theil der von dem Blatte erzeugten Kohlehydrate, noch bevor dieselben den Stamm erreicht, durch die Thätigkeit der Nektarien verloren.

Ein Einblick in die feineren Verhältnisse der Ernährung der Nektarien wird uns in gewissen Fällen durch die mikroskopische Untersuchung gewährt, so bei Catalpa syringaefolia und Vicia sepium. Die Blätter von Catalpa besitzen bekanntlich in den Winkeln der stärkeren Nerven dreieckige Nektarien, bestehend aus einem chlorophyllfreien, aber stärkeführenden Gewebe und scheibenförmigen, secernirenden Haaren; sie grenzen mit zwei Seiten an das Nervenparenchym, mit der dritten an das Mesophyll und das Netz der kleineren Nerven, die theilweise in das Nektariumgewebe eindringen. Ein Theil des von den Haaren secernirten Zuckers stammt höchst wahrscheinlich aus dem Nervenparenchym, in welchem bekanntlich die Assimilate sich bewegen; zum Theil jedoch wird derselbe nachweisbar von den angrenzenden assimilirenden Zellen direkt geliefert. Unterwirft man ein 48 Stunden verdunkeltes Blatt der Chloraljodprobe, so zeigt sich die Stärke längs des ganzen Nervennetzes angehäuft, welches daher violett auf gelbem Grunde erscheint;

1) Die Versuche in kohlensäurefreier Luft wurden an Topfpflanzen in Bonn angestellt.

die Erscheinung beruht darauf, wie ich es früher nachgewiesen, dass die Glycose auf ihrem Wege nach dem Nervenparenchym in transitorische Stärke umgewandelt wird. Die feineren Nerven sind von einem schmalen, die stärkeren von einem breiten Saum transitorischer Stärke eingefasst. Ein breiter Stärkesaum befindet sich auch an den Nektarien und schwindet ebenfalls bei längerer Verdunkelung. Es findet demnach im Blatte von Catalpa ausser der allen Blättern zukommenden Bewegung der Assimilate aus dem Mesophyll nach dem Nervenparenchym auch eine solche nach den Nektarien hin statt; diese ist jedoch ganz lokal, auf die nächste Nähe der letzteren beschränkt.

Bei Vicia sepium ist das Parenchym unter den secernirenden Haaren, trotz beinahe gänzlichem Fehlen des Chlorophylls, äusserst reich an Stärkekörnern, während das umgebende grüne Gewebe stärkearm ist. Zweitägige Verdunkelung genügt, um völliges Verschwinden der Stärke zu bedingen, die nach eintägiger Beleuchtung wieder reichlich vorhanden ist. Es kann demnach keinem Zweifel unterliegen, dass der von den Nektarien von Vicia sepium secernirte Zucker durch die von den grünen Zellen der Stipulae erzeugte Stärke geliefert wird.

4. Es geht aus den im Vorhergehenden beschriebenen Erscheinungen zur Genüge hervor, wie gering die Bedeutung der extranuptialen Nektarien für den allgemeinen Stoffwechsel der Pflanze ist. Sie lassen sich in dieser Hinsicht mit gewissen Cecidien vergleichen, die ein halb parasitäres Leben führen, ohne dem sie tragenden Organ wesentlich zu schaden, und gänzlich entfernt werden können, ohne dass dadurch eine wesentliche Veränderung der physiologischen Vorgänge in der Pflanze bedingt werde.

Es kann dennoch keinem Zweifel unterliegen, dass den extranuptialen Nektarien eine bestimmte Function zukomme, und nähere Ueberlegung führt uns zum Schlusse, dass wir dieselben als

Lockorgane betrachten müssen. Die Bestandtheile des Nektars sind nämlich, abgesehen von ganz geringen Mengen anderer Stoffe, Wasser und Zucker. Die Thätigkeit der Nektarien kann nicht die Beseitigung überschüssigen Wassers bezwecken, da dieselbe noch bei welkenden Organen stattfindet und auch bei den Bewohnern sehr trockener Standorte vorkommt (Akazien Neu-Hollands). Die wesentliche Function der Nektarien beruht demnach in der Ausscheidung von Zucker. Es handelt sich dabei aber nicht um die Beseitigung eines schädlichen Ueberschusses von Zucker, noch überhaupt um irgend einen für den allgemeinen Stoffwechsel bedeutenden Vorgang, da die Entfernung der Nektarien keinerlei Störung in der Entwickelung und Function der Pflanzenorgane hervorruft; Zweck der Ausscheidung kann nur die Ansammlung von Zucker an der Oberfläche der Pflanze sein. In denjenigen Fällen, wo Ausscheidung von Zucker aus dem Stoffwechsel stattfindet, handelt es sich stets, soweit die Bedeutung des Vorgangs klargelegt ist, um ein Lockmittel für Thiere (Blüthennektarien, extranuptiale Nektarien der Insektivoren, saftige Früchte), und Thiere werden thatsächlich durch den von den extranuptialen Nektarien secernirten Zucker angelockt. Wir sind geradezu gezwungen, den extranuptialen Nektarien, auch bei nicht fleischfressenden Pflanzen, die Bedeutung von Lockorganen zuzuschreiben.

Daraus geht aber noch keineswegs hervor, dass die extranuptialen Nektarien eine Anpassung an Ameisenschutz darstellen. Dass dieses in gewissen Fällen nicht der Fall ist, zeigen uns die Sarracenien, Nepenthes und andere Insektivoren. Es ist übrigens sehr wohl möglich, dass auch bei nicht fleischfressenden Pflanzen die Bedeutung der extranuptialen Nektarien nicht überall die gleiche sei, dass z. B. die nicht von Ameisen besuchten Drüsen von Sapium, wenn dieselben überhaupt Nektarien sind, zu einem ganz anderen Zwecke dienen, als bei anderen Pflanzen.

Wie dem auch sei, es erscheint sehr wahrscheinlich, dass, wenigstens in der amerikanischen Flora, die uns hier in erster Linie

beschäftigt, die extranuptialen Nektarien — abgesehen von denjenigen der Insektivoren — in der grossen Mehrzahl der Fälle Lockmittel für Ameisen darstellen; das scheint mir zur Genüge daraus hervorzugehen, dass ich an den zahlreichen hierher gehörigen Pflanzenarten, die ich in Brasilien an ihren natürlichen Standorten beobachtete, andere Thiere nur selten gefunden habe. Hiermit soll aber keineswegs gesagt werden, dass der Nutzen, den Pflanzen aus Ameisen ziehen, stets in einem Schutz gegen andere Thiere bestehe; das ist zwar bei vielen Arten sehr wahrscheinlich der Fall, bei anderen mögen die Ameisen eine ganz andere Rolle spielen. So hat neuerdings Lundström (p. 77) die Behauptung aufgestellt, dass die zuckerausscheidenden Trichome von Melampyrum-Arten zwar als Lockmittel für Ameisen zu betrachten sind, dass die Bedeutung der letzteren für die Pflanze jedoch darin bestehe, dass sie die Samen, welche Ameisenpuppen gleichen, aus den geöffneten Kapseln holen und verbreiten. Ich weiss nicht, inwiefern die Annahme Lundström's der Wirklichkeit entspricht; sie ist aber a priori nicht zu verwerfen [1]) und zeigt uns, dass nur die genaue Untersuchung jedes einzelnen Falles zu sicheren Resultaten führen wird.

5. Worin der Nutzen der Ameisen für die Pflanze auch bestehen möge, jedenfalls haben wir es in den meisten extranuptialen Nektarien amerikanischer Pflanzen sehr wahrscheinlich mit Lockmitteln für solche zu thun und wir dürfen die Frage zu beantworten versuchen, inwiefern diese Organe an Ameisen angepasst zu sein scheinen.

Bei der Betrachtung der in Blumenau zahlreich wachsenden Pflanzen mit extranuptialen Nektarien war ich immer über die

1) Ich brauche kaum hervorzuheben, dass ich mich den sonderbaren Vermuthungen Lundström's über den hypothetischen excrementellen Geruch des schwarzen Fleckchens des Samens nicht anschliesse. Derartige bodenlose Speculationen spielen leider eine zu grosse Rolle in den Werken des genannten Verfassers.

Schnelligkeit erstaunt, mit welcher die Ameisen zu den Nektarien gelangten, obwohl letztere weder gross, noch zahlreich waren und in ihrer Lage, Gestalt und Farbe sehr grosse Unterschiede zeigten.

Bald gelangte ich zu der Ueberzeugung, dass, so wunderbar es a priori auch erscheinen mag, die Ameisen mit den nektarführenden Pflanzenarten und sogar mit der Lage der Nektarien bei jeder derselben wohl vertraut sind. Dass es nicht ein für uns unmerklicher Geruch der ausgeschiedenen Flüssigkeit war, der die Ameisen von ferne anzog und sie bis zu den Nektarien leitete, geht schon aus dem Umstande mit Sicherheit hervor, dass Exemplare von Cassia neglecta, die ich derselben ganz beraubt hatte, dennoch von Ameisen besucht wurden, welche an den Blattstielen, wo sich die Nektarien befunden hatten, unruhig hin und her liefen. Die Erscheinung wird dennoch leicht begreiflich, wenn man bedenkt, dass die in der Umgebung eines jeden Nestes wachsenden Pflanzenarten mit extranuptialen Nektarien eine sehr geringe ist, ja in vielen Fällen auf einen einzigen Stock beschränkt sein dürfte.

In denjenigen Fällen, wo die Nektarien eine constante Lage haben, ist es begreiflich, dass sie von den Ameisen leicht gefunden werden, wenigstens da, wo sie Protuberanzen bilden, wie bei den meisten Leguminosen (Erythrina, Cassia, Acacia ex p., Inga etc.), vielen Passifloren (P. edulis, coerulea etc.), Euphorbiaceen (Croton-, Johannesia-, Sapium-Arten etc.), Malpighiaceen etc.; in vielen Fällen ragen aber die Nektarien gar nicht über die Unterlage hervor, sondern sind flach, oder mehr oder weniger stark napfartig-concav.

Flache oder napfartige Nektarien können eine ganz constante Lage haben, und zwar auf Stipulae (Arten von Vicia, diverse Bignoniaceen) oder an der Basis der Spreite (Citharexylum, Alchornea z. Th., etc.); nicht selten jedoch sind sie mehr oder weniger unregelmässig an der Unterseite der Spreite zerstreut, wie bei Arten von Zanthoxylum, Passiflora, Aegiphila, Alchornea Iricurana z. Th., Catalpa in Amerika; Prunus Lauro-Cerasus, Clerodendron fragrans

Melampyrum arvense, pratense, nemorosum, barbatum in der östlichen Hemisphäre. Im letzteren Falle kann das Auffinden der Nektarien durch die Ameisen nicht auf topographisches Gedächtniss zurückgeführt werden; es frägt sich, ob dasselbe auf blossem Zufalle oder auf der Anwesenheit bestimmter Erkennungszeichen beruht. Dass letzteres der Fall sein müsste, wurde mir höchst wahrscheinlich, als ich einmal bei Blumenau die Bewegungen kleiner nektarsuchender Ameisen auf den Blättern eines Zanthoxylum beobachtete. Diese sind, wie bei den anderen Arten desselben Genus, gefiedert und, in der Regel, an der Unterseite ihrer Blättchen mit einigen, in Zahl und Lage sehr wechselnden, rothen Fleckchen versehen, welche sich bei näherer Untersuchung als Nektarien zu erkennen geben. Die Blättchen des fraglichen Exemplars waren relativ sehr gross.

An den Bewegungen der Ameisen war es ohne weiteres ersichtlich, dass sie mit der Anwesenheit von Nektarien an den Blättern des Zanthoxylum vertraut waren; nicht minder klar war es aber auch, dass sie mit der Lage derselben nicht genau vertraut waren. Sie liefen unruhig hin und her, um plötzlich, bei einer Entfernung von 6—8 mm, direkt auf die Nektarien loszugehen; manche der letzteren entbehrten ganz des Zuckers und wurden sofort verlassen, während andere die gewünschte Beute lieferten.

Ganz ähnlich verhielten sich auch Ameisen an der Unterseite der Blätter von Alchornea Iricurana, deren rothe Nektarien zwar theilweise an der Basis dicht bei einander liegen, theilweise jedoch, aber nicht immer, in geringer Anzahl, unregelmässig zerstreut sind.

Es ist nach dem Gesagten klar, dass die Ameisen in einer gewissen Entfernung der Nektarien gewahr wurden; es frägt sich nur, ob ein bestimmter, für uns nicht merkbarer Geruch der Ausscheidung oder die rothe Farbe zur Entdeckung derselben führten. Die erstere Annahme ist schon deswegen unwahrscheinlich, weil auch ganz zuckerfreie Nektarien besucht wurden. Dass die F a r b e und nicht der Geruch als Erkennungszeichen für Ameisen in diesem und

anderen ähnlichen Fällen dient, geht, glaube ich, mit Sicherheit aus folgendem Versuch hervor, den ich nach meiner Rückkehr anstellte.

Rothe Ameisen bewohnten den Boden am Fuss einer Weide, auf deren Stamm sie sich mit der Pflege von Blattläusen abgaben; sie liefen daher vielfach auf letzterem auf und ab und boten mir dadurch günstige Bedingungen für meine Versuche. Ich klebte auf die Rinde eine grosse Anzahl Stückchen von rothem, violettem und gelbem Glanzpapier von etwa $^1/_2$—1 Quadratcentimeter, die theils von dreieckiger, theils von viereckiger Gestalt waren; letztere wurden mit einer dicken Zuckerlösung bestrichen, während erstere trocken blieben. Die Ameisen wurden bald dieser Spende gewahr und kamen in grosser Anzahl, um den Zucker zu verzehren. Am ersten Tag waren ihre Bewegungen noch sehr ziellos; sie schienen den Zusammenhang zwischen Farbe und Zuckervorrath noch nicht aufgedeckt zu haben. Schon am zweiten Tage jedoch, und noch weit mehr an den folgenden, waren sie des letzteren offenbar ganz bewusst; in einer Entfernung von etwa einem halben Centimeter liefen sie meist direkt auf die Papierstückchen, und zwar sowohl auf die mit Zuckerlösung versehenen, als auf die trockenen. Letztere wurden vielfach sorgfältig durchsucht, bevor sie wieder verlassen wurden. Eine Bevorzugung irgend einer bestimmten Farbe kam dabei nicht zum Vorschein.

Ich versuchte auch festzustellen, ob die Ameisen die Vorstellung von Zucker mit einer bestimmten Farbe verbinden würden; Aussicht auf Erfolg schien a priori vorhanden zu sein, da nach den sorgfältigen Versuchen Lubbock's nicht daran gezweifelt werden kann, dass die Ameisen ein sehr scharfes Unterscheidungsvermögen für Farben besitzen. Zu diesem Zwecke wurden auf einer anderen, ebenfalls viel von Ameisen besuchten Weide rothe, violette und gelbe Papierstückchen geklebt, von welchen die ersteren allein, und zwar nur zum Theil, mit Zuckerlösung bestrichen wurden. Das Ergebniss war ein durchaus negatives, indem die Ameisen

immer wieder sämmtliche Papierstückchen aufsuchten. An von der Rinde abweichend gefärbte Stellen knüpften die Ameisen die Vorstellung von Zucker.

Der Versuch wurde auch dadurch variirt, dass ich die nicht rothen Papierstücke mit einem Tropfen reinen Wassers versah, während die rothen wiederum Zuckerlösung erhielten. Der Unterschied zwischen beiden Flüssigkeiten wurde von den Ameisen offenbar erst am Geschmack bemerkt. Gewisse derselben schienen am reinen Wasser Gefallen zu finden, während die meisten dasselbe nach dem ersten Schlucke verliessen.

Die gleichen Versuche gaben mir Gelegenheit, zu erkennen, in welch' hohem Grade sich auch bei uns andere Insekten vor den Ameisen fürchten. Die farbigen Papierstückchen wurden nämlich auch von Wespen aufgesucht, welche ebenfalls nach kurzer Zeit die Anwesenheit von Zucker auf denselben entdeckt hatten; sie flogen in geringer Entfernung des Stammes, um hin und wieder auf irgend eines der Quadrate oder Dreiecke loszustürzen. Aufgesucht wurden sowohl trockene als mit Zuckerlösung bestrichene Papierstücke, sorgfältig vermieden aber wurden stets solche, auf welchen sich ein kleiner Haufen Ameisen vereinigt hatte. Wagte sich eine Wespe an einen Tropfen, mit welchem auch nur eine einzige Ameise beschäftigt war, so wurde sie von letzterer meist lebhaft angegriffen und vielfach in Flucht gesetzt; es geschah jedoch zuweilen, dass die Ameise den Kampf nach kurzer Zeit aufgab oder während desselben vom Baum herunterfiel. Die Angst, welche die Wespen vor den kleinen, sich aufrichtenden Thierchen zeigten, gewährte einen überaus komischen Anblick. Grosse Fliegen, welche ebenfalls zuweilen an der Zuckerspende theilnehmen wollten, zeigten vor den Ameisen noch grössere Angst, als die Wespen, während eine Horniss, die meine Versuchsstämme einige Male besuchte, zwar meist ebenfalls angegriffen, häufig aber Herrin der Situation blieb. Heftige Kämpfe, in welchen die Ameisen Sieger blieben, fanden auch zwischen diesen

und Ohrwürmern statt, die ich in ein kleines Loch der Rinde mit Zuckerlösung gelegt hatte.

Nicht bloss die Nektarien von Zanthoxylum und Alchornea Iricurana zeigen eine von der Umgebung abweichende Färbung, solches ist vielmehr sehr häufig und zwar, soweit meine Beobachtungen reichen, beinahe ohne Ausnahme da der Fall, wo die Nektarien auf der Blattspreite zerstreut sind. Solche Nektarien sind roth bei Zanthoxylum-, Alchornea-Arten und Prunus Laurocerasus, braun bei einigen Passiflora-Arten, weiss an den Braeteen von Clerodendron fragrans, violett bei Catalpa und Melampyrum arvense. Ferner sind die grossen, aber ganz flachen Nektarien des Kelches von Gossypium- und Hibiscus-Arten schön dunkelroth, diejenigen von Vicia Faba purpurfarbig. Die Nektarien einer bei Blumenau häufigen Triumfetta waren beim ersten Blick nur durch ihre violette Farbe von gewöhnlichen Blattzähnen kenntlich, während dieselben bei einer in Itajahy wachsenden Art schön rothe Färbung besassen.

Nicht grüne Färbung kommt übrigens auch bei stark vorragenden, leichter kenntlichen Nektarien vor; solche sind z. B. purpurfarbig oder violett bei manchen Passiflora-, Triumfetta- und Cassia-Arten, roth bei Impatiens glandulifera und Cerasus avium, orangegelb bei einigen Arten von Cassia, roth-braun bei Croton-Arten, weisslich bei Arten von Passiflora, Erythrina etc. In der Mehrzahl der Fälle jedoch sind die vorragenden extranuptialen Nektarien grün.

Wir haben es nach dem Gesagten in der nicht grünen Farbe vieler Nektarien sehr wahrscheinlich mit einem Lockmittel für Ameisen zu thun, und Aehnliches dürfte vielleicht auch von der vorragenden Gestalt gelten, welche andere Nektarien schon in einiger Entfernung für die Ameisen leicht kenntlich macht. Fernere wahrscheinliche Anpassungen kann ich nicht erkennen. Die Lage sehr vieler Nektarien an Stipulae oder Blattstielen ist zwar sehr zweckentsprechend; ich weiss aber nicht, ob man dieselbe auf den Ein-

fluss der Ameisen zurückführen soll, und ich lasse es ebenfalls dahingestellt, ob die napf- bis krugförmige Gestalt vieler Nektarien als eine Vorrichtung zum Aufsammeln des Nektar oder zum Verhindern, dass die sehr zarten Elemente der Oberfläche bei grosser Hitze vertrocknen, oder in irgend einer anderen Weise aufzufassen ist.

In der Vertheilung der Nektarien an der Pflanze fällt uns eine Erscheinung auf, die höchst wahrscheinlich, da sie bei sehr verschiedenartigen Pflanzen wiederkommt, mit ihrer Function unmittelbar zusammenhängt, nämlich ihre häufig besonders starke Entwickelung in der Blüthenregion.

Sehr auffallend ist die Bevorzugung der Nähe der Blüthen u. a. bei Cassia neglecta, wo die ganz winzigen Bracteen Nektarien tragen, welche diejenigen der Blätter an Grösse übertreffen. Noch auffallender ist die Erscheinung bei gewissen Verbenaceen, so z. B. bei dem in unseren Gewächshäusern oft cultivirten Clerodendron fragrans, deren flach-schüsselförmige, weisse Nektarien schon mehrmals beschrieben worden sind. An den Laubblättern in geringer Anzahl vorhanden und in der Regel auf die Basis beschränkt, nehmen sie einen wesentlichen Bruchtheil, manchmal die Hälfte der Oberfläche der Bracteen ein, wo sie nicht bloss relativ, sondern absolut weit zahlreicher und grösser als auf den Laubblättern sind; auch der rothe Kelch ist mit grossen Nektarien versehen. Ueberall stechen sie in auffallender Weise durch ihre weisse Farbe von ihrer Umgebung ab.

Die Nektarien von Clerodendron secerniren bereits lange vor dem Aufblühen reichlich, und zwar beginnt die Nektarausscheidung an den peripherischen Bracteen, die die junge, vielblüthige Scheindolde ganz umhüllen, früher als an den inneren, und zeigt sich an den Kelchen erst spater, ungefähr gleichzeitig mit dem Auftreten der rothen Färbung. Sie findet an letzteren noch zur Blüthezeit statt, während die Nektarien der Bracteen dann, wenigstens zum grössten

Theile, ihre Thätigkeit eingestellt haben. Wir haben es hier wieder mit einer Erscheinung zu thun, die mit der Kerner'schen Annahme in direktem Widerspruch steht.

Aehnliche, dichte Inflorescenzen mit weisslichen Nektarien an ihren Bracteen, welche, wie diejenigen von Clerodendron, zahllose Ameisen beherbergten, habe ich bei einer Aegiphila auf dem Corcovado und einer Triumfetta bei Itajahy beobachtet; beide Pflanzen wurden früher bereits erwähnt. Aehnliche Erscheinungen beobachtete ich auch bei Passiflora edulis, wo die Bracteen und Kelchblätter reichlich mit blau-violetten Nektarien besetzt sind, bei manchen Malvaceen, namentlich Gossypium-Arten, wo die rothen Nektarflächen am Kelche bedeutend grösser sind als an den Blättern, bei einem in der Nähe von Blumenau und Joinville häufigen Citharexylum, dessen Kelch relativ sehr grosse Nektarien trägt. Aehnliches ist bei Luffa, bei Malpighiaceen und zahlreichen anderen Pflanzen der Fall.

In manchen Fällen befinden sich extranuptiale Nektarien überhaupt nur in der Nähe der Blüthen oder sogar an deren Kelch, so, wie es Delpino nachwies, bei Centaurea montana und Paeonia officinalis, ausserdem auch bei gewissen Orchideen (vgl. p. 65).

Einen besonders interessanten hierher gehörigen Fall endlich hat Urban beobachtet. Nach demselben bringen es nämlich bei Turnera ulmifolia „nur die Drüsen derjenigen Blätter, deren Stielen Blüthen angewachsen sind, zur Absonderung, und zwar erst dann, wenn die zugehörige Blüthe der Entfaltung nahe ist, aber dann auch gewöhnlich so reichlich, dass der Saft am Blattstiel und selbst am Stengel herabläuft; ein bis zwei Tage nach dem Verwelken der Blüthen hört die Absonderung wieder auf.“ (l. c. p. 17.)

Die eben beschriebenen Erscheinungen veranlassen die Ameisen, sich in der Nähe der Blüthen anzuhäufen; dass ich die dichten Inflorescenzen von Clerodendron fragrans, Aegiphila sp. (Corcovado), Cassia neglecta und Triumfetta sp. (Itajahy) von solchen geradezu wimmelnd fand, ist früher bereits erwähnt worden. Es dürfte wohl

wahrscheinlich erscheinen, dass die Anziehung einer grossen Menge von Ameisen auch der Zweck der starken Entwicklung der Nektarien in der Nähe der Blüthen ist; diese Frage wird indessen erst dann definitiv gelöst werden können, wenn wir über die Bedeutung der Ameisen für die Pflanze endgültig unterrichtet sind. Es kann nicht geleugnet werden, dass dieselbe im Lichte der Belt-Delpino'schen Hypothese wohl begreiflich erscheinen würde, da die Blüthen ganz besonders des Schutzes gegen Thierfrass und Ausplünderung des Nektars und Pollens durch heraufkriechende Insekten bedürfen. Es ist aber bis jetzt nicht der Nachweis geliefert worden, dass Inflorescenzen mit extranuptialen Nektarien weniger zu leiden haben als solche, die der genannten Organe beraubt worden sind. Die Frage würde sich bei Cassia neglecta und den Passifloren durch Entfernung der Nektarien experimentell wohl lösen lassen, und ich würde solche Versuche in Blumenau angestellt haben, wenn es mir nicht, wie schon erwähnt, an Zeit dafür gefehlt hätte; an eine Beantwortung der Frage mit cultivirten Pflanzen in Europa ist nicht zu denken, einerseits weil unsere Ameisen zu wenig zahlreich und kriegslustig, andererseits weil die in Betracht kommenden Blüthenfeinde ganz andere sind.

6. Wenn wir es in den extranuptialen Nektarien mit einer Anpassung an Ameisen zu thun haben, so steht zu erwarten, dass sie besonders da auftreten werden, wo es sehr viele Ameisen gibt, demnach zwischen den Tropen und in ihrer Nähe weit häufiger sein werden, als in den temperirten Zonen. Dass es sich in der That so verhalt, wurde mir schon während meiner Wanderungen in Brasilien sehr wahrscheinlich. Während die Zahl der bei uns wild wachsenden Pflanzen mit extranuptialen Nektarien eine sehr geringe ist, begegneten mir solche in der Provinz Sta Catharina sowohl, als bei Rio de Janeiro, Bahia und Pernambuco bei jedem Schritt. So beobachtete ich in der Nähe von Blumenau, während meines doch sehr kurzen Aufenthalts daselbst, gegen dreissig häu-

fige Arten mit solchen Organen, die den verschiedensten Familien angehörten; es waren Mimosaceen (Inga, Mimosa), Caesalpiniaceen (Cassia), Papilionaceen (Erythrina), Passifloraceen (Passiflora), Verbenaceen (Citharexylum, Aegiphila, Clerodendron fragrans, letzteres naturalisirt), Euphorbiaceen (Croton, Sapium, Alchornea etc.), Convolvulaceen (Convolvulus, Ipomoea), Malpighiaceen (Stigmaphyllum, Tetrapteris, Bunchosia), Cucurbitaceen, Rutaceen (Zanthoxylum), Bignoniaceen, Tiliaceen (Triumfetta), Malvaceen (Urena, Gossypium cult.), Marcgraviaceen, Orchideen etc. Die Zahl der bei Blumenau wachsenden Pflanzenarten mit extranuptialen Nektarien ist jedenfalls weit grösser. In der Nähe des Strandes traten den schon erwähnten Formen noch andere hinzu, wie die im Mangrovewald wachsende Laguncularia racemosa, die im Sande dicht am Meere auf allen tropischen und den meisten subtropischen Küsten häufige Ipomoea pes caprae, das ebenfalls weit verbreitete Paritium tiliaceum (Malvacee), verschiedene Malpighiaceen etc.

Noch mehr begegnete ich Pflanzen mit extranuptialen Nektarien innerhalb der Wendekreise, so auf einer Excursion nach dem dicht hinter Rio de Janeiro sich erhebenden Corcovado. Noch in der Stadt, auf dem S[ta] Theresa-Hügel, waren am Wege wachsende Cassia-Arten und crotonartige Euphorbiaceen mit extranuptialen Nektarien versehen, und solche konnten im Walde jeden Augenblick an Arten von Passiflora und Aegiphila, an Mimoseen, Euphorbiaceen, Bignoniaceen, Malpighiaceen beobachtet werden. Zwischen diesen Pflanzen wuchs die in so ausgezeichneter Weise an Ameisenschutz angepasste Cecropia peltata und ich muss gestehen, dass es mir auf dieser Excursion kaum möglich erschien, den Ameisen, welche die extranuptialen Nektarien reichlich benutzten, eine andere Bedeutung als bei der Imbauba zuzuschreiben.

Diese Häufigkeit der extranuptialen Nektarien ist keineswegs eine Eigenthümlichkeit der brasilianischen Flora; sie charakterisirt ebenfalls die Flora des nördlichen Süd-Amerikas, Westindiens und Mexikos, um erst jenseits des nördlichen Wendekreises allmählich

wieder abzunehmen. Die Flora der nördlichen Vereinigten Staaten ist ebenso arm an diesen Bildungen, wie diejenige Deutschlands, und die Pflanzen, bei welchen sie vorkommen, gehören tropischen Typen an (Croton, Cassia etc.).

Noch weit deutlicher jedoch geht der grosse Unterschied in der Häufigkeit der extranuptialen Nektarien in den tropischen und subtropischen Zonen einerseits, den temperirten und kalten andererseits aus der von Delpino (5) aufgestellten, übrigens noch nicht abgeschlossenen Liste hervor; diese Beziehungen sind von dem genannten Forscher auch erkannt und betont worden. Die Arten mit extranuptialen Nektarien gehören zum grössten Theil tropischen und subtropischen Familien an, wie Capparideen, Bixaceen, Caesalpinieen, Mimoseen, Combretaceen, Vochysiaceen, Passifloreen, Turneraceen, Samydaceen, Marcgravieen, Cacteen, Ebenaceen, Oleaceen, Sterculiaceen, Malpighiaceen, Zanthoxyleen, Simarubeen, Terebinthaceen. Manche Familien, die auch in kälteren Zonen zahlreiche Vertreter haben, besitzen nur oder beinahe nur in heissen Ländern Arten mit extranuptialen Nektarien, so die Euphorbiaceen, Verbenaceen, Cucurbitaceen, Convolvulaceen, Malvaceen, Tiliaceen, Orchideen, Farne [1]). Die Familien, welche innerhalb der Wendekreise beinahe oder ganz fehlen, entbehren in der Regel auch der extranuptialen Nektarien, so die Ranunculaceen (Ausn. Paeonia), Cruciferen, Scrophulariaceen (im Gegensatz zu den Bignoniaceen; Ausn. Melampyrum), Labiaten (im Gegensatz zu den Verbenaceen), Primulaceen, Umbelliferen etc.

Die spärlichen Arten der mittel- und nordeuropäischen Flora, die mit extranuptialen Nektarien versehen sind, vertheilen sich auf die Familien der Papilionaceen, Rosaceen, Caprifoliaceen, Compositen, Scrophulariaceen, Polygonaceen, Cupuliferen und Farne.

Die Papilionaceen besitzen in den Tropen vielfach Nektarien an

---

1) Die beiden letzgenannten Familien sind in Delpino's Liste noch nicht enthalten. Das Vorkommen extranuptialer Nektarien bei zahlreichen Farnen wird von Bonnier und Goebel angegeben.

ihren Blättern, so bei Arten der Gattungen Erythrina, Dolichos, Canavalia, Phaseolus. Bei uns ist das Vorkommen solcher Organe auf die Gattung Vicia beschränkt; man findet sie bei V. sativa, sepium, lutea, angustifolia u. a.

Vicia ist eine vorwiegend subtropische Gattung, deren Arten vornehmlich in Asien häufig sind.

Unter den Rosaceen ist die tropische Unterfamilie der Chrysobalaneen reich au extranuptialen Nektarien. In Europa findet man sie bei zwei Arten der vorwiegend subtropischen Gattung Prunus: P. avium und P. Mahaleb; andere bei uns cultivirte, wohl sämmtlich aus wärmeren Ländern stammende Arten sind ebenfalls mit solchen versehen: P. Laurocerasus, domestica, Persica, Armeniaca, Amygdalus. Ausserdem kommen sie bei Crataegus oxyacantha vor.

Bei den Caprifoliaceen kommen extranuptiale Nektarien bei Arten von Sambucus (S. nigra, Ebulus, racemosa) und Viburnum (V. Opulus) vor, zwei Gattungen von sehr grossem Verbreitungsareal, die auch in subtropischen Ländern, theilweise durch die gleichen Arten, vertreten sind.

Das Vorkommen extranuptialer Nektarien bei europäischen Compositen ist auf den Hüllkelch von Centaurea montana beschränkt; die Polygonaceen sind durch P. Convolvulus und dumetorum, die Scrophulariaceen durch einige Arten von Melampyrum (M. arvense, pratense, nemorosum), die Cupuliferen durch Populus, die Farne durch die auf der ganzen Welt verbreitete Pteris aquilina vertreten. Auf Süd-Europa beschränkt sind Viburnum Tinus und Crozophora tinctoria, letztere die einzige europäische Euphorbiacee mit extranuptialen Nektarien.

Die Zahl der Pflanzenarten mit extranuptialen Nektarien ist nach dem Gesagten in Europa, im Vergleich zu einem gleichgrossen beliebigen Areal innerhalb der Wendekreise, eine ausserordentlich geringe, und das Gleiche gilt von Nord-Amerika; in Bezug auf andere Länder bin ich weniger genau unterrichtet, glaube aber, nach den vorliegenden Daten, das Gleiche auch für sie annehmen zu können. Bei der ungeheuren Ausdehnung des Areals der meisten vorher genannten Gattungen, sowie von Pteris aquilina erscheint es auch keineswegs ausgeschlossen, dass diese Organe, mindestens in der Mehrzahl der Fälle, in viel wärmeren Zonen erworben worden sind.

Dem Zwecke dieser Arbeit entsprechend müsste jetzt eine Aufzählung der mit extranuptialen Nektarien versehenen Pflanzenarten

des tropischen und subtropischen Amerika folgen. Ich hatte diese sehr schwierige Arbeit in der That begonnen, als ich den ersten Theil des neuen Werkes Delpino's (5) zu sehen bekam; dasselbe machte die Fortsetzung meiner diesbezüglichen Nachforschungen unnöthig, indem es, nach seiner Vollendung, eine nahezu vollständige Beantwortung der Frage enthalten wird.

Mit dem Gesagten glaube ich daher die Aufgabe, die ich mir vorgelegt hatte, soweit es mir möglich wurde, gelöst zu haben. Ich habe gezeigt, dass die extranuptialen Nektarien höchst wahrscheinlich, wie es Belt und Delpino behauptet, aber keineswegs bewiesen haben, Lockmittel für Ameisen darstellen, bestimmte Anpassungen an dieselben zu zeigen scheinen und auf Grund eigener Beobachtungen ihre grosse Verbreitung im tropischen und subtropischen Amerika nachgewiesen.

Noch ziemlich zweifelhaft bleibt die Frage der Bedeutung der Ameisen für die Pflanzen mit extranuptialen Nektarien, wenn es auch, nach den von F. Müller, Beccari, Lundström und mir gesammelten Beobachtungen, sowie nach der Analogie mit Cecropia, Acacia sphaerocephala etc. immerhin wahrscheinlich erscheinen muss, dass sie in sehr vielen Fällen darin beruht, die Pflanze vor schädlichen Thieren zu schützen. Die Frage ist indessen weiterer Prüfung sehr bedürftig, und es wäre wünschenswerth, dass Fachgenossen, die in den Tropen oder in der Nähe derselben leben, darüber ausgedehnte Beobachtungen anstellen.

Auch in denjenigen Fällen, wo ich Ameisen in grosser Zahl nach Zucker suchen sah, sogar da, wo ich Zeuge ihrer siegreichen Kämpfe mit den Blattschneidern gewesen, konnte ich mir kein Hehl daraus machen, dass im Vergleich mit Cecropia, die extranuptialen Nektarien nur eine wenig vollkommene Schutzvorrichtung darstellen. Die mit solchen Organen versehenen Pflanzen, die dennoch den Verheerungen der Blattschneider zum Opfer fielen, waren relativ zahlreich. Ich brauche aber kaum zu be-

tonen, dass dieses nicht gegen die Belt-Delpino'sche Annahme spricht. Unzweifelhafte Schutzvorrichtungen sind auch im Thierreich in ihrer Wirksamkeit sehr ungleich und oft unvollkommen, so z. B. bei den Ameisen, die uns alle möglichen Stufen in der Ausbildung der Schutz- und Trutzwaffen aufweisen. Die extranuptialen Nektarien von Cassia, Alchornea etc. haben im Kampfe gegen die Blattschneider etwa, wenn ich mir einen trivialen Vergleich gestatten darf, die Bedeutung eines Trumpfes beim Kartenspiel, — immerhin eine gleich hohe Bedeutung, wie die Mehrzahl der unzweifelhaften Schutzmittel der Pflanzen gegen Thierfrass.

Schluss.

Das Bild, das wir in dieser Arbeit von dem Einfluss der Ameisen auf die Entwickelung der tropisch-amerikanischen Flora entworfen haben, ist leider sehr unvollstandig; noch eine Menge Fragen drängen sich auf, deren Beantwortung auf meiner sehr kurzen und noch anderen Gegenstanden gewidmeten Reise nicht versucht werden konnte. Den Einfluss der Blattschneider habe ich wohl, in Anschluss an Belt, als wichtigen Factor aufstellen können; es ist mir aber nicht möglich gewesen, ihn genauer zu charakterisiren. Wir haben zwar in der Myrmekophilie von Cecropia eine im Kampfe gegen die Atta-Arten erworbene Eigenschaft zu betrachten; in Bezug auf den allgemeinen Einfluss, den letztere über Textur, Gestalt, chemische und physikalische Beschaffenheit der Blätter höchst wahrscheinlich gehabt haben, können wir kaum Vermuthungen aussprechen. Ich hielt es aber immerhin für nützlich, auf die Frage aufmerksam zu machen, da ihre, wenn auch nur partielle Beantwortung für die Pflanzengeographie des tropischen Amerika von grosser Bedeutung sein dürfte und keineswegs unmöglich erscheint.

Die Verheerungen der Blattschneider sind zwar die gefährlichsten unter den schädlichen Eingriffen der Ameisen in das amerikanische Pflanzenleben, jedoch nicht die einzigen. Die meisten Vertreter der Familie leben vorwiegend von zuckerreichen Stoffen, und die tropischen Hausfrauen wissen wohl, wie schwer es ist, ihre Vorräthe gegen die mit unglaublichem Scharfsinn zu allen Ver-

stecken gelangenden Ameisen zu schützen; ähnlichen Gefahren sind auch die Pflanzen ausgesetzt, deren Blüthennektar namentlich eines weit besseren Schutzes als bei uns bedarf. Auf diesen Gesichtspunkt dürfte der merkwürdige Unterschied zwischen den secernirenden Nektarien der Laubblätter und Bracteen und den ihnen ganz ähnlichen, aber nicht secernirenden des Kelches bei vielen Malpighiaceen zurückzuführen sein. Erstere wären für Ameisen bestimmt und werden thatsächlich von solchen ausgebeutet, welchen aus Mangel an Beisswerkzeugen der Zucker der Kelchdrüsen unzugänglich bleibt, während letztere Lockmittel für die die Befruchtung vollziehenden Bienen, welche dieselben auszubeuten vermögen (vgl. p. 65), darstellen. In ähnlicher Weise ist noch bei anderen Pflanzen des tropischen Amerika, z. B. Orchideen, den Ameisen der Zucker der Blüthennektarien entzogen.

Ausserdem wären vielleicht auch die samensammelnden Ameisen in Betracht zu ziehen, welche im tropischen und subtropischen Amerika durch mehrere Arten vertreten sind, z. B. die auf den Savannen von Texas und Mexiko lebenden sogenannten Landwirthameisen (agricultural ants, Pogomyrmex barbatus), die sich von verschiedenen Samen ernähren und die Vegetation in der Nähe ihrer Nester, mit Ausnahme einer einzigen, von ihnen sehr gepriesenen Grasart (Aristida oligantha), vernichten. Es ist sogar behauptet, jedoch nicht erwiesen worden, dass das erwähnte Gras von den Landwirthameisen ausgesäet wird[1]).

Angesichts der vielen ungelöst bleibenden Fragen bilden die in dieser Arbeit gelieferten Thatsachen nur einen geringen Beitrag. Immerhin dürfte es mir gelungen sein, die Bedeutung der Ameisen für die Entwicklungsgeschichte der tropisch-amerikanischen Pflanzenwelt an einigen concreten Beispielen nachzuweisen.

Der Einfluss der Ameisen kommt nicht, wenigstens in Amerika, in der Gesammtgestalt der Pflanze zum Ausdruck und ist in dieser

---

1) Vgl. darüber André, l. c. p. 280.

Hinsicht nicht mit demjenigen des Klima oder Standortes zu vergleichen; nichtsdestoweniger ist er keineswegs zu vernachlässigen. Myrmekophile und nicht-myrmekophile Cecropia-Arten haben wohl den gleichen eigenartigen Habitus; die Anwesenheit des Grübchens und der Müller'schen Körperchen bei den ersteren wäre jedoch ein Räthsel, wenn wir nicht über die Bedeutung der Ameisen für dieselben benachrichtigt wären. Auffallender schon macht sich der Einfluss der Ameisen bei Acacia sphaerocephala und spadicigera, vielen Melastomaceen, gewissen Cordia-Arten geltend, wenn wir die eigenthümlichen Gehäuse als Anpassungen an ihre Bewohner betrachten dürfen, was zwar nicht definitiv erwiesen, aber wahrscheinlich erscheint, und derselbe kommt wahrscheinlich bei Tausenden von Pflanzen aus den verschiedensten Familien in den extranuptialen Nektarien zum Vorschein. So dürfte uns das massenhafte Vorkommen der Ameisen im tropischen Amerika viele Eigenthümlichkeiten seiner Flora erklären; ja, es ist mir nicht unwahrscheinlich, dass die Anpassungen an Ameisen zu den Eigenthümlichkeiten der tropischen Vegetation überhaupt gerechnet werden müssen, wenn sie sich auch in geringem Grade an Pflanzen der temperirten und kalten Zonen zeigen; darüber werden indessen erst neue, viel ausgedehntere Untersuchungen zu entscheiden haben.

Erklärung der Figuren.

Tafel I.

Imbaubabäume (Cecropia adenopus) bei Blumenau. Nach zwei Photographien von Dr. H. Schenck gezeichnet von R. Beissel.

Tafel II.

Wo nicht anders bemerkt, natürliche Grösse.

1. Cecropia adenopus. Ende des Stammes eines jungen Exemplars. In *a* ein noch intaktes Grübchen, in *b* ist dasselbe durchbohrt.
2. Id. Theil desselben Stückes, das durchbohrte Grübchen *b* zeigend.
3. Id. Längsgeschnittenes Stammstück in der Nähe des Scheitels. In der unteren Kammer von Ameisen erzeugte Wachsmasse, in der oberen eine Made, mit körniger, brauner Substanz (Excremente?).
4. Id. Längsgeschnittenes Stammstück; in der intakten Kammer eine aus dünnwandigem Wachs bestehende Zelle (Wohnung der Königin?).
5. Id. Querschnitttheil mit Grübchen, schwach vergrössert.
6. Id. Vernarbtes Grübchen, id.
7. Corcovado-Cecropia. Stammstück.
8. Id. Längsgeschnittenes Stammstück.
9. Cecropia adenopus. Blattstielpolster mit Müller'schen Körperchen.
10. Id. Müller'sche Körperchen und Haare, schwach vergrössert.
11. Zelle eines Müller'schen Körperchens. (Vergr. 800.)
12. Junges Müller'sches Körperchen. (Vergr. 340.)

Tafel III.

Wo nicht anders bemerkt, natürliche Grösse.

1. Acacia spadicigera, nach einem Exemplar des Berliner Herbarium.
2. Acacia sphaerocephala, id.
3. Id. Blatt.
4. Id. Ende eines Fiederchens, zweimal vergr.
5. Cordia nodosa. Scheinwirtel in $^1/_2$ der nat. Grösse.
6. u. 7. Ansichten der Blase.
8. Schematischer Querschnitt durch die Anschwellung.
9. Cassia neglecta.

Druckfehler und Nachträge.

S. 5, Z. 7. v. u. (excl. Anm.) nach nichtsdestoweniger setze: nicht.

S. 8 u. ff. (Blattschneider.) Man vergleiche auch Poeppig, Reise nach Chile, Peru etc. Bd. II, p. 237 ff.

S. 9, Z. 8 v. o. lese Saúba.

S. 12, Z. 7 ff. v. o. (Nach Poeppig zeigen die Blattschneider [„Viviagua"] auf Cuba ebenfalls grosse Vorliebe für die Orangenbäume, während sie Citrus decumana verschmähen. Von einer in Peru häufigen Art [„Utaca"] werden Cinchonen, Guttiferen, Apocyneen und Farne vermieden [P. 238—240.] Der Kaffee wird von der Viviagua, aber nicht von der Utaca entlaubt. [P 239]).

S. 19, Z. 8 v. u. Nach Zusammenhang ist zu zu streichen.

S. 21, Z. 11 v. u. Vor Fruhlingsholz ist todten zu setzen.

S. 23, Z. 5 v. o. lese Biegungsfestigkeit und Z. 10 v. o. lese anstatt die: diese.

S. 24, Z. 7. v. u. lese anstatt Biegungsfähigkeit: Biegungsfestigkeit.

S. 27, Z. 9 v. o. nach einzeln setze: an.

S. 28, Z. 6 v. u. streiche welche.

S. 36, Z. 15 v. o. nach Elemente setze: fehlen.

S. 39, Z. 9 v. o. streiche wenig; Z. 11 v. u. lese kann anstatt können.

S. 40. Am Ende des zweiten Absatzes setze: (Taf. II, Fig. 9).

S. 41 Am Ende des zweiten Absatzes setze: (Taf. II, Fig. 10).

S. 45, Z. 5 v. u. Nach Müller'schen Körperchen setze: (Taf. II, Fig. 12).



Frommann'sche Buchdruckerei Hermann Pohle in Jena — 423

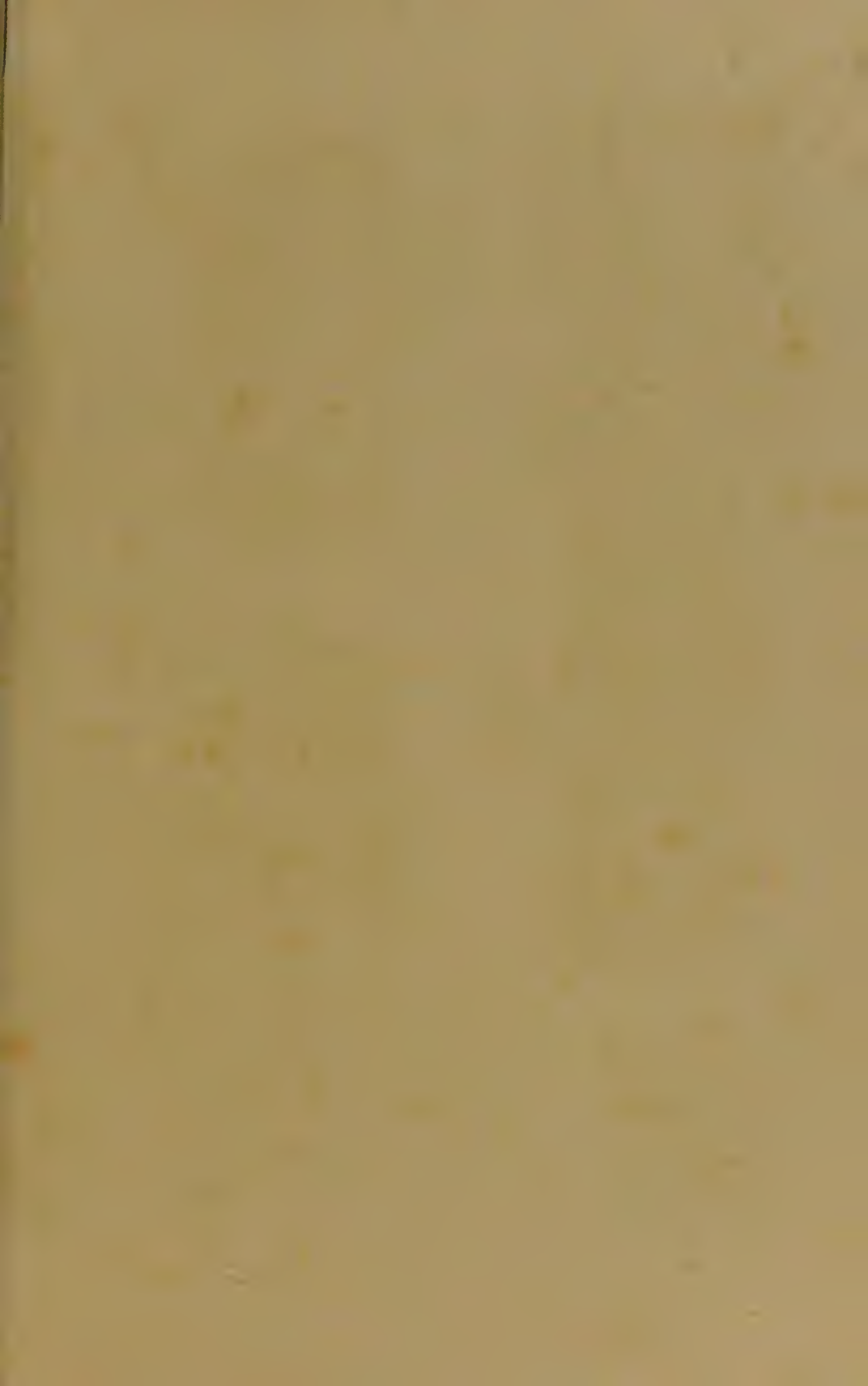




Verlag von Gustav Fischer in Jena.







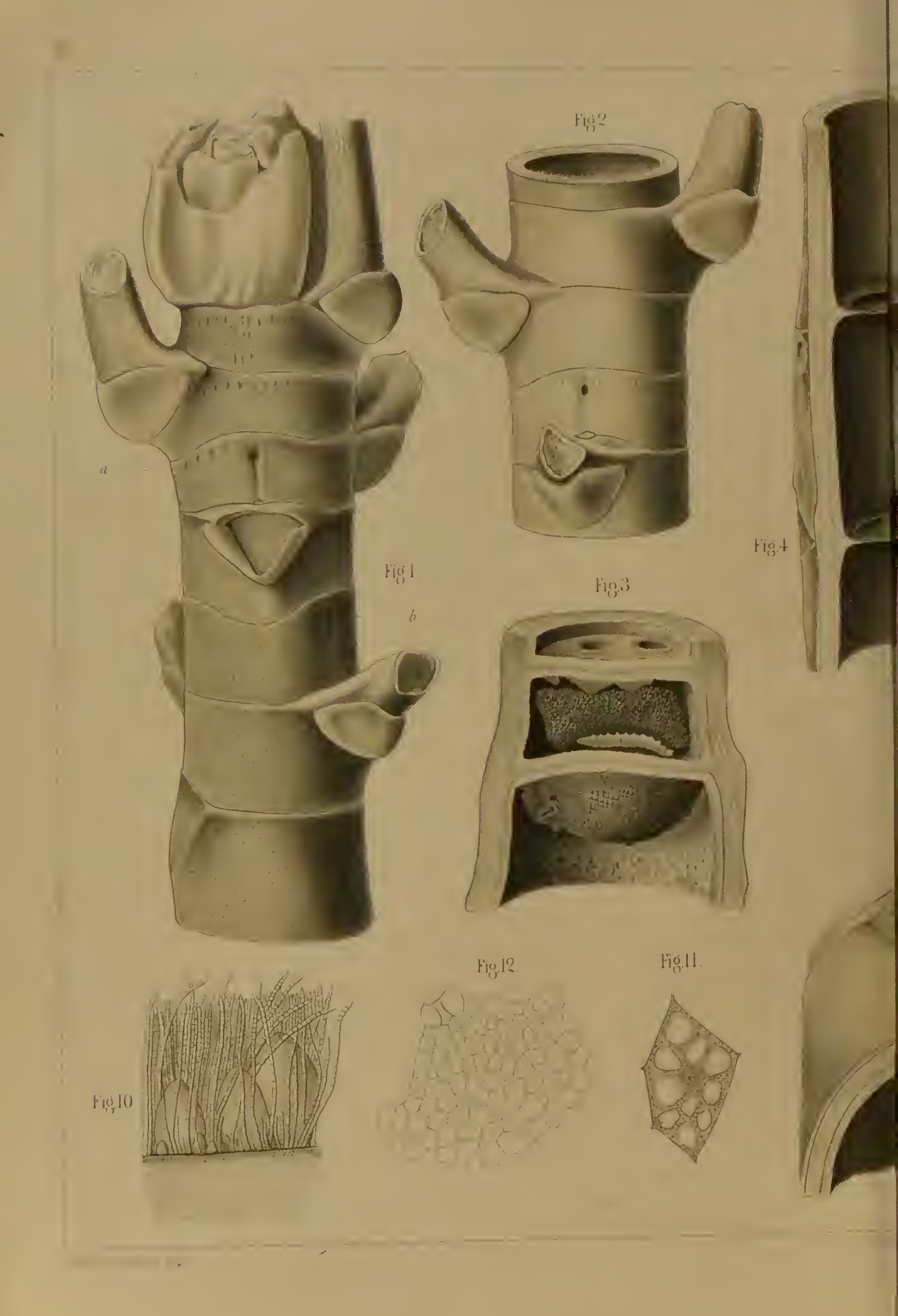
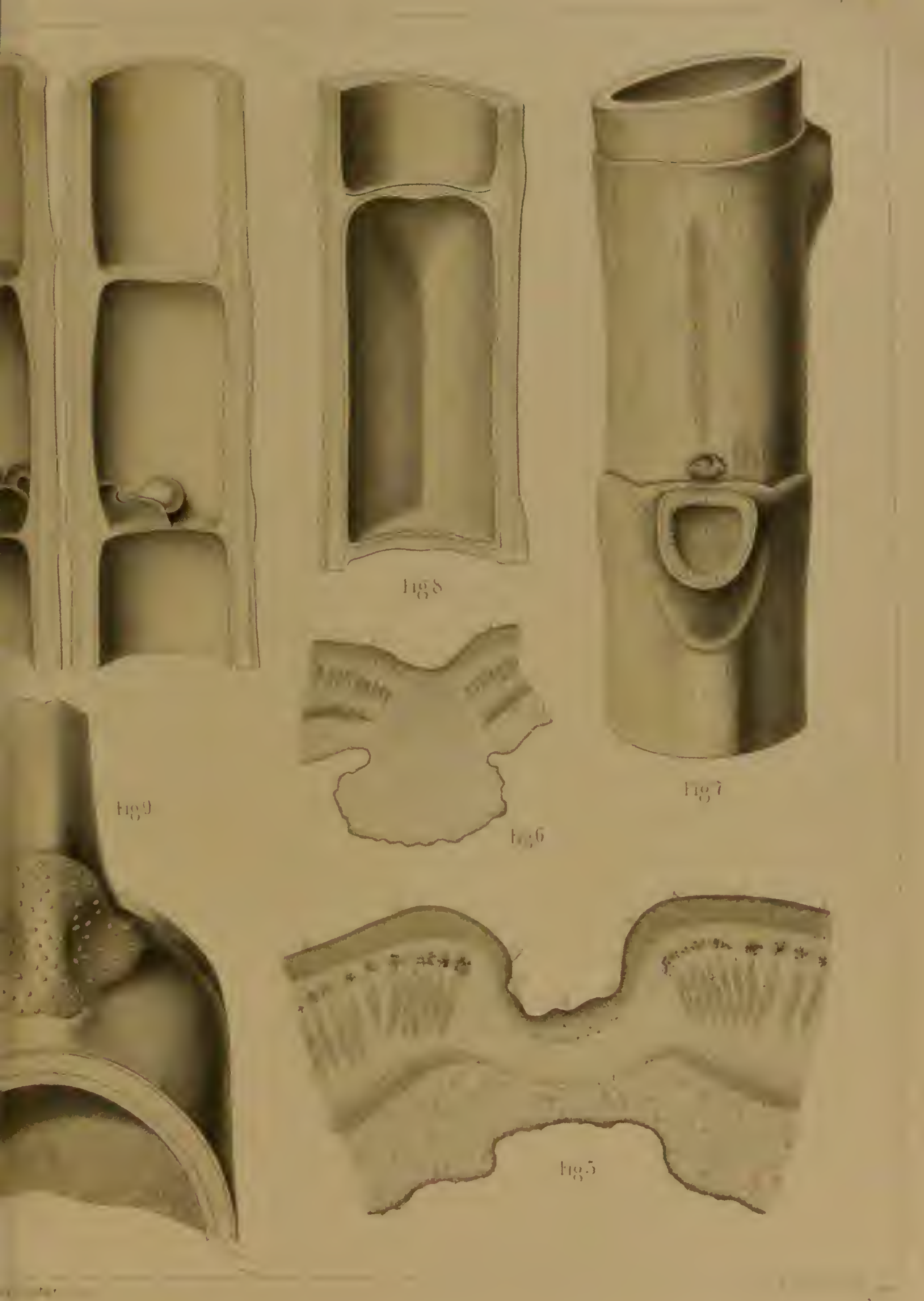


Fig 2
Fig.4
a
Fig 1.
Fig.3
b
Fig.12.
Fig.11.
Fig.10


Fig. 8
Fig. 9
Fig. 7
Fig. 6
Fig. 5




Taf. III
D
x
B
β
β
B'
A
Fig. 8.
Fig 1.
Fig. 4.
Fig. 3.
Fig. 5.
Fig 2
Fig. 6.
Fig. 9.
Fig. 7.
del.
Verl v. Gustav Fischer i. Jen.

